

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

**Padrões de variação genética e morfológica em  
*Monodelphis* de listras (Marsupialia: Didelphidae)**

**Rafaela Duda Cardoso**

Orientadora: Leonora Pires Costa

Vitória, ES  
Fevereiro, 2012

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

**Padrões de variação genética e morfológica em  
*Monodelphis* de listras (Marsupialia: Didelphidae)**

**Rafaela Duda Cardoso**

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

Vitória, ES  
Fevereiro, 2012

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

---

C268p Cardoso, Rafaela Duda, 1986 -  
Padrões de variação genética e morfológica em  
*Monodelphis* de listras (Marsupialia: Didelphidae) / Rafaela  
Duda Cardoso. – 2012.  
80 f. : il.

Orientadora: Leonora Pires Costa.  
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade  
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e  
Naturais.

1. Citocromo b. 2. Morfologia (Animais). 3. Camuflagem  
(Biologia). 4. Evolução (Biologia). 5. Marsupial. I. Costa, Leonora  
Pires. 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 E DOUTORADO EM BIOLOGIA ANIMAL

### CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "Padrões de variação genética e morfológica em *Monodelphis* de listras (Marsupialia: Didelphidae)"

AUTOR: RAFAELA DUDA CARDOSO

ORIENTADORA: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. LEONORA PIRES COSTA

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

Dra. LEONORA PIRES COSTA  
Orientadora

Dr. YURI LUIZ REIS LEITE  
Membro Interno

Dra. CIBELE RODRIGUES BONVICINO  
Membro Externo

DATA DA REALIZAÇÃO: Vitória, 24 de fevereiro de 2012.

*Desde os primórdios  
até hoje em dia  
Monodelphis ainda faz  
O que os mamaliformes faziam  
Eu não pesquisava...  
Eu não sabia...  
Que as listras existiam e também sumiam!*

*Genes cabeludos!  
Morfologia selvagem...  
Oh! Oh! Oh!...(2x)*

*Eu aprendi  
Taxonomia é um jogo  
Cada um por si  
Linneaus contra todos  
Não vou desistir  
Mas não vou pro céu  
É bom aprender  
Mestrado é cruel!*

*Genes cabeludos!  
Morfologia selvagem...  
Oh! Oh! Oh!...(2x)*

*Eu me perdi  
Na selva de dados!  
Eu me perdi...  
Eu me perdi...*

*"I'm a cave student  
A young student  
I fight with my hands  
(With my brain)  
I am a jungle student  
A graduate student  
Research jungle!  
Academic jungle!"*

*Versão  
Léo "Herbert Richers"  
(Leonora Pires Costa)*

## AGRADECIMENTOS

À minha família – em especial à minha mãe, por terem compreendido os inúmeros momentos em que estive ausente de seu convívio;

À Leonora Pires Costa (UFES), por ter me acompanhado em mais essa jornada, ter me confiado a realização de mais este trabalho (trabalhoso!), e ter me auxiliado ao longo dos 6 anos de convivência;

Ao Yuri Leite (UFES), pela paciência, curiosidade, discussões e inúmeras contribuições;

À Cibele Bonvicino (INCA), por ter cedido tecido de uma amostra-chave para o estudo (*M. umbristriata*), e por aceitado o convite para dar contribuições importantes ao trabalho;

Aos amigos do LaMaB (incluindo Leo e Yuri!) pela ajuda nas campanhas de campo, no laboratório, pelas rodadas de cerveja regadas a risadas, pela paciência com a minha impaciência... Enfim, por todos os momentos, bons ou ruins, que passamos ao longo do tempo juntos. Adoro vocês e sou grata a cada um!;

Ao Victor Colombi, Fernando Colnago, Hananda Gava, Brunella Klueger e Hamhaya Ramos, por serem meus queridinhos que eu tanto adoro, e que sempre arrumam um tempinho em suas agendas corridas pra me concederem momentos de pura diversão!;

À Juliana Justino por todo o apoio técnico no NGACB, e pelo estreitamento de uma amizade que eu tanto prezo, com deliciosas e longas conversas embebidas naquele cafezinho que adoramos;

Ao Ariel Sessa e Rondnelly Marques pelas ajudas com as burocracias entre umas e outras saidinhas, almoços, lanchinhos, gargalhadas, bobearias e DRs pra passar o tempo;

À Ana Paula Klein por me receber em sua casa e me fazer companhia nos dias de estada em São Paulo; à Thaís Kubik pelas pizzas, cervejas e papos diários no CABio da USP; à Carolina Garcia e Rodrigo Cardoso pela hospedagem e farras em Viçosa;

Aos curadores e auxiliares de museus e coleções e aos que concederam amostras de tecidos e/ou sequências: Yuri Leite e Jeronymo Dalapicolla (UFES), Valéria Fagundes (UFES), Hélio Fernandes (MBML), James Patton (MVZ), Raquel Moura (UFMG), Caryne Braga (UFOP), Marcelo Passamani e Mariana Rocha (UFLA), Gisele Lessa (MZUFV), João Alves de Oliveira e Stella Franco (MNRJ), Lena Geise e Paulo Asfora (UERJ), Rui Cerqueira e Maja Kajin (UFRJ), Ivan Sazima e Elizabeth Ribas Billo (ZUEC), Renata Pardini, Thomas Pütker e Camila de Barros (USP), Mario de Vivo e Juliana Gualda

(MZUSP), Ana Paula Carmignotto (UFSCAR), Mauro Galetti, Carolina Lima Neves e Raisal Rodarte (UNESP-Rio Claro), Candellaria Stavillo e Pedro Rocha (UFBA);

À Paula Jenkins e Roberto Portela Miguez (BMNH) por gentilmente enviarem fotos dos holótipos de *M. iheringi*, *M. scalops* e *M. theresa*;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) por financiar o projeto “Zoogeografia de vertebrados terrestres em uma zona de sutura no Corredor Central da Mata Atlântica”, concedido a L. P. Costa, que subsidiou grande parte do trabalho;

À Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF), por financiar a implantação do Núcleo de Genética Aplicada à Conservação da Biodiversidade (NGACB).

# SUMÁRIO

<b>Resumo</b> .....	<b>i</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>iii</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>1</b>
<b>Materiais e métodos</b>	
<i>Amostragem</i> .....	<b>3</b>
<i>Aspectos moleculares</i> .....	<b>5</b>
<i>Aspectos morfológicos</i> .....	<b>5</b>
<i>Análises de dados</i> .....	<b>6</b>
<b>Resultados</b> .....	<b>7</b>
<i>Monodelphis americana</i> .....	<b>7</b>
<i>Monodelphis iheringi</i> .....	<b>11</b>
<i>Monodelphis scalops</i> .....	<b>12</b>
<b>Discussão</b>	
<i>Sistemática, taxonomia e distribuição</i> .....	<b>15</b>
<i>Ter ou não ter: eis a questão</i> .....	<b>22</b>
<b>Literatura citada</b> .....	<b>27</b>
<b>Anexo I</b> .....	<b>39</b>
<b>Apêndice I</b> .....	<b>42</b>
<b>Apêndice II</b> .....	<b>48</b>
<b>Tabelas</b> .....	<b>49</b>
<b>Figuras</b> .....	<b>54</b>

## LISTA DE TABELAS

**TABELA 1.** Divergências genéticas (% mínima-% média-% máxima) dentro (diagonal em negrito) e entre (abaixo da diagonal) 18 espécies de *Monodelphis* identificadas nas análises moleculares com sequências de 801 pares de base de citocromo b. Grupos externos (GE) foram incluídos para comparação.....**49**

**TABELA 2.** Sumário de comparações morfológicas entre as 3 espécies de *Monodelphis* de listras avaliadas e reconhecidas neste estudo.....**51**

## LISTA DE FIGURAS

**FIGURA 1.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis americana*/*M. umbristriata*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo de *M. americana*; ▲ = localidade-tipo de *M. umbristriata*.....54

**FIGURA 2.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis iheringi*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo.....55

**FIGURA 3.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis scalops*/*M. theresa*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo de *M. scalops*; ▲ = localidade-tipo de *M. theresa*.....56

**FIGURA 4.** Relações filogenéticas de 18 espécies de *Monodelphis* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana. Números sobre os ramos representam valores de probabilidades posteriores seguidos por valores de *bootstrap*. Nós marcados com (\*) apresentam valores de suporte baixos (PP<0.95 e BS<60). Números sob os ramos correspondem aos valores das médias das distâncias genéticas entre os membros do clado (%). (?): vouchers não examinados; ≡: listras conspícuas em adultos; ≡≡≡: listras rarefeitas em adultos.....57

**FIGURA 5.** Vista lateral de crânios de adultos de *Monodelphis americana*, *M. scalops* e *M. iheringi*, evidenciando o achatamento dorso-ventral. Escala: 5 mm. A: RM 245 (“Nordeste”); B: RM 364 (“Prado-BA”); C: UFES 2038 (“Norte do ES”); D: UFES 531 (“Centro-Sul do ES”); E: MP 106 (“Centro-Leste”); F: UFMG 2251; G: UFES 509.....58

**FIGURA 6.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Nordeste”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita.

Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: CC 34; B: RM 247; C: UFMG 2081; D: UFMG 2003; E: UFMG 2004.....59

**FIGURA 7.** Vista dorsal de crânio de exemplar adulto (classe 7; RM 364) de *Monodelphis americana* - “Prado-BA”. Escala: 5 mm.....60

**FIGURA 8.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Norte do ES”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: UFES 2183; B: UFES 2186; C: UFES 2039; D: UFES 2038.....61

**FIGURA 9.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Centro-Sul do ES”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: UFES 533; B: UFES 506; C: UFES 514; D: UFES 544; E: UFES 507; F: UFES 531.....62

**FIGURA 10.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Centro-Leste”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MN 1314; B: CM 2317; C: CM 2455; D: CCAMPO 12; E: MZUSP 1855; F: CAC 93; G: MN 46570; H: MN 1313.....63

**FIGURA 11.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis iheringi*. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MZUSP 30638; B: UFES 512; C: MBML 2346; D: MZUSP 34083.....64

**FIGURA 12.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis scalops*. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são

correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MZUSP 34077; B: MZUPS 34101; C: CM 3359; D: CM 1282; E: CM 1922; F: UFMG 2251.....65

## RESUMO

Dentre os marsupiais neotropicais da família Didelphidae, *Monodelphis americana*, *M. iheringi*, *M. umbristriata*, *M. scalops* e *M. theresa* são conhecidas como catitas de listras. Como o nome vulgar indica, listras dorsais são marcantes no agrupamento, sendo que a descrição das espécies baseou-se na presença e conspicuidade das mesmas, além do tamanho corporal. No entanto, há controvérsias quanto à identificação e validade desses táxons, em função do número pequeno de exemplares conhecidos para algumas espécies e observações acerca da variação na pelagem – principalmente quanto às faixas. Enquanto estudos morfológicos até o momento não apresentaram resultados conclusivos em relação a estas questões, estudos genéticos comparativos, que contemplem amostragem abrangente em termos taxonômicos e em relação à área de ocorrência dos táxons, são pouco numerosos. Assim, este trabalho investigou se variações morfológicas e genéticas intra e interespecíficas em populações simpátricas de *M. americana* e *M. iheringi* são recorrentes, se os padrões evolutivos encontrados (principalmente em relação ao dimorfismo sexual e ontogenia) se repetem para outras espécies do grupo de listras, qual a função adaptativa das faixas e quais as implicações sistemáticas desta variação. Foi analisada morfologia qualitativa de séries de exemplares de todas as idades e sexos, encobrendo a distribuição geográfica pelo Brasil, além de análises filogenéticas com sequências de citocromo b. Em *M. americana*, foram recuperados 5 subclados, que são acompanhados por morfotipos diagnosticáveis seguindo graduação latitudinal de distribuição. Dentre estes, 4 subgrupos têm distribuição limitada por cursos de rios e, ainda, identifica-se variação morfológica ligada ao sexo e idade em 2 subgrupos, em áreas onde há sobreposição com outro táxon de listra na região Sudeste. Dados morfológicos e genéticos incluíram *M. umbristriata* em 1 destes clados, atestando sinonímia com *M. americana*. Entre *M. scalops* e *M. theresa*, a avaliação de todas as fases etárias, descrições originais e dados moleculares, confirmaram sinonímia e disposição limitada ao Sudeste. Em *M. iheringi*, ambos os sexos mostram-se listrados por toda vida ao longo da distribuição, restrita ao Sul e Sudeste. Ainda, o grupo de listras não é monofilético, pois *M. scalops* não é filogeneticamente mais próxima à *M. americana* e *M. iheringi*. Assim, conspicuidade de listras e rarefação das mesmas são homoplasias, ocasionando convergência morfológica entre jovens das 3 espécies e diferenciação de pelagem nos machos de *M. americana* e *M. scalops* na maturação sexual.

Provavelmente, listras nítidas nos juvenis auxiliam na evasão de predadores, enquanto seleção sexual direciona perda das mesmas em simpatria visando reconhecimento de pares em relação ao outro táxon.

## ABSTRACT

Among Neotropical didelphid marsupials, *Monodelphis americana*, *M. umbristriata*, *M. iheringi*, *M. scalops* and *M. theresa* have three black dorsal stripes, and the description of the species was based on the presence and conspicuity of these features, beyond body size. However, some taxa are controversial about the identification and validity as species, due to small number of known specimens for some of them and observations about pelage variation – mainly about the stripes. While morphological studies to date showed no conclusive results on these questions, there are few comparative molecular studies that include a comprehensive taxonomic and geographical sampling. The aims of this study was to investigate if intra and interspecific morphological and molecular variations of sympatric populations of *M. americana* and *M. iheringi* are recurrent, if the evolutionary patterns found (especially related to sexual dimorphism and ontogeny) repeat to other three-striped opossums, what is the adaptive function of the stripes and what are the systematic implications of this variation. We analyzed qualitative morphology of series of exemplars from all ages and both sexes, along the geographic distribution in Brazil, beyond phylogenetic analyses with cytochrome b sequences. For *M. americana*, we recovered 5 subclades, which have diagnostic morphotypes according to a latitudinal gradient of distribution. Among them, 4 subgroups are geographically limited by rivers and, yet, it was identified morphological variation linked to age and sex in 2 subclades, in overlapping areas with another striped opossum in the Southeast. Molecular and morphological data included *M. umbristriata* in 1 of these subclades, confirming synonymy with *M. americana*. Between *M. scalops* and *M. theresa*, the evaluation of all age phases, original descriptions and genetic information confirmed their synonymy and distribution limited to Southeast. For *M. iheringi*, both sexes are striped for whole life across its distribution, restricted to South and Southeast. Yet, the group of three-striped short-tailed opossums is not monophyletic, since *M. scalops* is not phylogenetically closest to *M. americana* and *M. iheringi*. So, the conspicuity of the stripes and their rarefaction are homoplasies, which causes morphological convergence among juveniles of the 3 species and pelage differentiation in males of *M. americana* and *M. scalops* during sexual maturation. Probably, perceptible stripes in juveniles assist in evading predators, while sexual selection drives the loss in sympatry to permit recognition from couple in relation to another taxon.

## INTRODUÇÃO

O marsupial *Monodelphis* Burnett, 1830, vulgarmente conhecido como catita, inclui-se entre os gêneros de mamíferos neotropicais menos conhecidos, com distribuição geográfica se estendendo do extremo leste do Panamá até a porção central da Argentina (Pine e Handley 2008). Foi realizado apenas 1 trabalho de revisão das espécies de *Monodelphis* ocorrentes no Brasil por Gomes (1991), utilizando 1.500 exemplares depositados em coleções brasileiras e européias, contabilizando 15 espécies de 4 grupos de táxons (*domestica*, *brevicaudata*, *touan* e *americana*). Este trabalho, não publicado, apresentou conclusões contraditórias quando comparado a compilações taxonômicas posteriores (Gardner 1993, 2005; Pine e Handley 2008) e estudos cladísticos com alguns grupos do gênero (Voss et al. 2001; Solari 2010; Vilela et al. 2010; Pavan 2012).

Para o grupo de espécies com listras dorsais formado por *M. americana*, *M. iheringi*, *M. theresa*, *M. scalops* e *M. umbristriata*, existem controvérsias quanto à validade de alguns táxons e dificuldade de identificação das espécies. Historicamente, elas são descritas com base em poucos exemplares e reconhecidas a partir de aspectos morfológicos ligados ao tamanho do corpo, coloração da pelagem e extensão e conspicuidade das 3 listras negras dorsais (Thomas 1921; Miranda-Ribeiro 1936; Cabrera 1958; Pine 1976, 1977; Gomes 1991; Lemos et al. 2000), sendo esta última a característica marcante deste agrupamento.

Em estudo recente feito com 52 espécimes de *Monodelphis* da Reserva Biológica de Duas Bocas (RBDB), Cariacica, Espírito Santo, foi constatada a coexistência de 2 táxons identificados como *M. americana* e *M. iheringi*, com base na diferença em caracteres qualitativos de crânio e pelagem ligados ao sexo e idade, além de dados moleculares. Foi observado que *M. americana* apresenta padrão de variação na pelagem relacionado à ontogenia e dimorfismo sexual, em que apenas machos exibem cristas cranianas bem desenvolvidas e perdem suas listras gradualmente com o avançar da idade, adquirindo pelagem quase uniformemente avermelhada. Já para *M. iheringi*, este padrão é equívoco e tanto machos quanto fêmeas mantêm suas listras por toda vida. As análises genéticas de 77 sequências de citocromo b (cit b) de espécies de *Monodelphis* de listras, sendo 50 provenientes de amostras da RBDB, mostraram a formação de 2 grupos monofiléticos com divergência genética média de 10%. Os dados mencionados em conjunto corroboram a existência de 2 táxons na amostra analisada, embora a

conformação de politomias nas árvores não tenha permitido definir a relação filética exata entre estas espécies e destas com as demais.

Há ainda *M. umbristriata* Miranda-Ribeiro, 1936, da qual se conhecem apenas machos, sendo 1 jovem, que apresentam semelhança morfológica grande com espécimes das mesmas faixas etárias alocados anteriormente em *M. americana*. Segundo trabalhos posteriores ao de Miranda-Ribeiro (1936), como o de Cabrera (1958) e Pine et al. (1985), *M. umbristriata* pode ser apenas uma variação de *M. americana*, já que aparentemente não há diferenças no crânio e na pelagem que comprovem tal distinção e, em alguns casos, ambas têm registros de ocorrência para as mesmas localidades (Pine e Handley 2008).

Já para *M. scalops* e *M. theresa*, há relatos de que estas espécies sejam sinonímias baseado no fato que as listras tendem a desaparecer continuamente com a idade em machos, mas permanecem nítidas nos machos jovens e fêmeas, embora se tornem um tanto inconspícuas em fêmeas adultas (Gomes 1991). Segundo este autor, *M. theresa* representaria a fase jovem de *M. scalops*, embora a amostragem avaliada para tal conclusão tenha sido pequena. De fato, corroborando esta observação, Solari (2010) encontrou resultados em que sequências de cit b de *M. scalops* e *M. theresa* se agruparam em uma mesmo clado com divergência interna de 3,4%, sugerindo que estas espécies também possam se tratar do mesmo táxon.

Muitas espécies do gênero continuam a ser descritas (Solari 2004, 2007; Pavan 2012; Solari et al. 2012) e tradicionalmente a presença ou ausência das listras é utilizada como caráter determinístico para a identificação. Este fato implica que a variação na cor da pelagem, incluindo a rarefação contínua das listras em *M. americana* ligada ao sexo e idade, pode influenciar de maneira decisiva na classificação taxonômica das espécies, podendo levar a erros no reconhecimento de espécimes. Esta constatação é especialmente verdadeira em se tratando de identificações em campo, sobretudo em locais onde os táxons mostram-se crípticos.

Além disso, os estudos com dados moleculares contemplando *Monodelphis* são feitos com amostras limitadas (e.g. Patton et al. 1996; Patton e Costa 2003; Costa e Patton 2006; Solari 2010) e evidenciam os mesmos resultados: formação de politomias basais entre os táxons e divergência genética intragenérica grande. Estas informações demonstram a falta de clareza acerca das relações filéticas destes marsupiais e indicam instabilidade acerca da taxonomia atual, o que tem sido agravado pela dubiedade quanto à identificação dos inúmeros exemplares que têm sido depositados em coleções

científicas, fato este relacionado ao aumento do uso de armadilhas de interceptação e queda (*pitfalls*) com sucesso de captura em inventários de pequenos mamíferos (Umetsu et al. 2006).

Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo investigar se as variações morfológicas e genéticas intra e interespecíficas identificadas em populações simpátricas de *M. americana* e *M. iheringi* são recorrentes, se os padrões evolutivos encontrados (principalmente em relação ao dimorfismo sexual e ontogenia) se repetem para outras espécies do grupo de listras, qual a função adaptativa das faixas e quais as implicações sistemáticas desta variação. Para isso, este estudo buscou identificar padrões de pelagem específicos; determinar caracteres qualitativos diagnósticos de crânio e pelagem para diferenciação dos *Monodelphis* de listras; avaliar o quão difundida é a variação qualitativa de crânio e de coloração da pelagem ligada ao dimorfismo sexual e ontogenia entre as catitas de listras; avaliar a utilidade das listras dorsais como singular para a identificação destes marsupiais; avaliar o *status* taxonômico das espécies e refinar as relações cladísticas entre as espécies *Monodelphis* utilizando sequências de um gene mitocondrial.

## MATERIAIS E MÉTODOS

*Amostragem.*—O material para análises genéticas foi retirado de amostras de tecidos de fígado, músculo ou orelha conservados em etanol, fornecidas por pesquisadores, coleções ou coletadas durante a realização do projeto. Além das 66 sequências de *Monodelphis* de listras previamente disponíveis, foram acrescentadas 129 sequências inéditas à matriz de dados, totalizando 195 sequências dos táxons de listras (Apêndice I). Adicionalmente, foram produzidas 2 sequências novas de *M. domestica*, 15 de *M. glirina*, 7 de *M. kunsi*, e inseridas outras 38 sequências de 17 espécies de *Monodelphis* gentilmente cedidas por J. L. Patton ou disponíveis no Genbank (Apêndice II), a fim de comparar as relações filogenéticas intragenéricas. Quatro sequências do Genbank de *Marmosops incanus* e *Gracilinanus microtarsus* (Apêndice II) foram utilizadas como grupos externos para enraizar as árvores em todas as análises filogenéticas.

Para os estudos de morfologia, além dos 52 espécimes já analisados provenientes da RBDB e depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), foram analisados 347 espécimes de *Monodelphis* de listras em preparo

de pele e/ou crânio ou em via líquida, totalizando 399 indivíduos. Os exemplares foram obtidos por meio de empréstimos, visitas a museus e coleções de mamíferos ou coletados durante a realização do projeto (Apêndice I). Estes foram examinados para comparação com os indivíduos previamente examinados de uma localidade no Espírito Santo, de maneira a avaliar a generalidade dos padrões de variação de coloração da pelagem e demais caracteres morfológicos constatados no estudo anterior, mas desta vez envolvendo abrangência geográfica mais ampla.

O material para análises genéticas e morfológicas é proveniente das seguintes coleções: Coleção de Mamíferos da UFES – ES, Coleção de Tecidos Animais (CTA) da UFES – ES, Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML) – ES, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN) – RJ, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) – SP, Coleção de Mamíferos do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC-MAM) – SP, Coleção de Mastozoologia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) – MG e Coleção de Mamíferos (CM) do Museu de Zoologia João Moojen de Oliveira – MG. Também foram incluídos exemplares e/ou tecidos coletados, ainda a serem tombados nas respectivas coleções: Caryne Aparecida Braga (CAC / DFDR / #M / brinco #) - Universidade Federal de Ouro Preto; Raquel Moura (RM), Camila Cassano (CC) e Luiz Fernando Bandeira de Melo Silva (LFBM) – UFMG; Marcelo Passamani (MP) e Mariana Rocha (TAX #) na UFES; Ana Paula Carmignotto (APC) na USP; Gisele Lessa (GL) na CM de Viçosa; Paulo Henrique Asfora (PHA), Candellaria Stavillo (T #) e pelas equipes do Laboratório de Diversidade e Conservação de Mamíferos da USP e do Laboratório de Genética Animal (LGA) da UFES.

Foram analisadas fotos das peles e/ou crânios de holótipos depositados na Coleção de Mamíferos do Museu de História Natural de Londres, gentilmente cedidas por Paula Jenkins: *M. iheringi* (pele/crânio: BMNH 1882.9.30.43), *M. theresa* (pele/crânio: BMNH 1921.8.6.2) e *M. scalops* (pele: BMNH 1851.7.21.23/crânio: BMNH 1851.8.30.10). Além disso, foram examinadas diretamente as peles e crânios do lectótipo (MN 1314) e do paralectótipo (MN 1313) de *M. umbristriata*.

O arranjo taxonômico para definição das espécies seguiu Pine e Handley (2008). Os pontos de amostragem (Apêndice I) de vouchers e/ou sequências de DNA das espécies estão plotados nos mapas confeccionados usando o *software* Quantum Gis 1.7.4 Wroclaw (Fig. 1-3).

*Aspectos moleculares.*—Com o objetivo de se obter sequências parciais do gene mitocondrial citocromo b, as amostras de tecido foram submetidas ao protocolo de extração de DNA com sal (SDS/NaCl/Proteinase K) descrito por Bruford et al. (1992), e os produtos foram quantificados no espectrofotômetro NanoDrop (Thermo Fisher Scientific Inc.) para confirmar a extração e obter a concentração. As amostras foram diluídas para 100 ng/uL, quando necessário, para não comprometer as etapas seguintes. Foram amplificados 801 pares de base através da clonagem *in vitro* pela reação em cadeia da polimerase (PCR) em termociclador, utilizando-se os iniciadores MVZ05 e MVZ16 desenvolvidos por Smith e Patton (1993). O perfil de amplificação consistiu em uma denaturação inicial a 94°C (5min), seguido por 39 ciclos compreendendo denaturação a 94°C (30s), anelamento a 48°C (45s) e extensão a 72°C (45s), com um ciclo final de 72°C (5min). O produto amplificado foi purificado com a enzima ExoSAP-IT (USB Corporation) a fim de se eliminar inibidores potenciais do sequenciamento. O sequenciamento foi feito nas duas direções com o kit Big Dye v3.1 (Applied Biosystems Inc.) em sequenciador automático ABI (Applied Biosystems Inc.), para garantir precisão na sequência final.

*Aspectos morfológicos.*—Os indivíduos foram alocados às espécies de *Monodelphis* de listras de acordo com os caracteres diagnósticos das descrições originais e com as 14 características qualitativas de crânio e de pelagem (Anexo I) e observações adicionais sobre a morfologia de *M. americana* e *M. iheringi* geradas no estudo prévio. O intuito foi de identificar características que pudessem auxiliar na distinção de exemplares das espécies de listras, principalmente vivos em campo. Além disso, foram comparados os crânios e as peles de *M. americana* e *M. umbristriata*, bem como de *M. theresa* e *M. scalops*, na busca de esclarecer se esses pares de espécies são sinonímias ou não. Os indivíduos foram diferenciados quanto ao sexo e reunidos em 7 classes etárias baseadas no padrão de erupção e desgaste dos dentes, segundo Lóss et al. (2011). A única modificação é que no presente estudo, espécimes da classe 5 são considerados subadultos, e não adultos. Assim, classes 1 a 3 representam jovens, classes 4 e 5 são subadultos e classes 6 e 7, adultos. Isso foi feito para investigar a generalidade do dimorfismo sexual e comparar a variação da coloração da pelagem ao longo do desenvolvimento.

*Análise de dados.*—Para as análises moleculares, a matriz de dados incluiu 261 sequências de cit b. Porém, foi calculada a distribuição de haplótipos no DnaSP v5, de Librado e Rozas (2009), a fim de evitar viés nos cálculos das médias das divergências genéticas. Para as reconstruções filogenéticas, também foram usados apenas os haplótipos distintos obtidos. O programa MEGA 5.0 de Tamura et al. (2011) foi usado para fazer o alinhamento manual das sequências usando o ClustalW de Larkin et al. (2007), e para calcular as divergências genéticas intra e interespecíficas usando o modelo de Kimura 2-parâmetros (Kimura 1980). As relações filogenéticas foram inferidas a partir da máxima verossimilhança (MV) no PhyML 3.0, de Guindon et al. (2010), usando a plataforma online ATGC Bioinformatics (<http://www.atgc-montpellier.fr>), e da Inferência Bayesiana (IB) no programa BEAST (Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees) versão 1.6.0, de Drummond e Rambaut (2007). O melhor modelo de substituição de nucleotídeos foi obtido no jModelTest 0.1.1 de Posada (2008), baseado no Critério de Informação de Akaike. O suporte estatístico dos cladogramas foi avaliado usando  $10^3$  replicações de *bootstrap* para a MV. Para inferir as probabilidades posteriores para a inferência Bayesiana, foram usadas  $10^6$  de gerações, com amostragem a cada  $10^3$  gerações. Além disso, foi feito um descarte de  $10^3$  árvores correspondentes aos primeiros 10% da amostragem.

Em relação à morfologia, foram analisadas e comparadas a coloração de toda a região dorsal e ventral dos indivíduos (incluindo cabeça, patas, flancos e dorso e ventre propriamente ditos) e a conspicuidade, extensão e largura das listras dorsais de todas as espécies em questão, para a determinação dos padrões específicos de pelagem existentes no grupo. Com relação à análise acerca das listras, esta também serviu para a avaliação da utilidade das listras como caráter imprescindível para o reconhecimento e diferenciação dos táxons.

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

## RESULTADOS

O melhor modelo de evolução foi o HKY+I+G (taxa de  $Tv/Ti= 5,3279$ ,  $I= 0,486$ ,  $G= 1,093$ ; frequência das bases  $A= 0,3455$ ,  $C= 0,2893$ ,  $G= 0,0721$ ,  $T= 0,2933$ ), o qual foi aplicado para inferir as relações filéticas que resultaram em topologias semelhantes entre a MV e a IB (Fig. 4), embora esta última tenha mostrado resolução melhor das relações interespecíficas. As inferências filogenéticas feitas com 87 haplótipos resultaram na obtenção de 20 linhagens principais atribuídas a 18 espécies de *Monodelphis* e grupos externos, com suporte estatístico alto para os nós (Fig. 4). Além disso, apesar dos relatos de valores relativamente altos das médias das divergências genéticas interespecíficas (Patton e Costa 2003; Voss e Jansa 2009; Solari 2010) e da diversidade morfológica grande reconhecida para o grupo (Pine e Handley 2008; Rossi e Bianconi 2011), o gênero também foi considerado monofilético com suporte estatístico significativo (Fig. 4). As médias das divergências genéticas intraespecíficas variaram de 0,5% para *M. emiliae* a 3,1% para *M. americana*, enquanto que entre as espécies, os valores variaram de 3,1% entre *M. arlindoi* e *M. touan* a 13,1% entre *M. touan* e *M. gardneri* (Tabela 1).

Em relação às divergências entre as espécies, embora a média entre *M. americana* e *M. iheringi* seja relativamente baixa em comparação aos demais táxons (5,2%; Tabela 1), quando comparados apenas haplótipos de indivíduos sintópicos destas espécies, provenientes de Duas Bocas, a divergência mínima é de 14,2% e a máxima de 14,8%. Tendo em vista que no clado *M. americana* há representantes provenientes de localidades distantes geograficamente, estes valores são altos para espécimes que coexistem e confirmam sua distinção como 2 espécies.

### *Monodelphis americana* (Müller, 1776)

Localidade-tipo: Recife, Pernambuco, Brasil

Esta espécie, a de porte maior para o grupo de listras, foi recuperada em um clado com suportes estatísticos altos, dentro do qual se observa a formação de 5 subclados definidos com base nas sequências de DNA, e designados como “Nordeste”, “Prado-BA”, “Norte do ES”, “Centro-Sul do ES” e “Centro-Leste”, com apoio estatístico significativo em ambas as análises e médias de divergências genéticas baixas (Fig. 4). Cada subgrupo é representado por espécimes de morfologias distintas e com padrões diagnosticáveis, seguindo uma graduação latitudinal de distribuição (Tabela 2). Os

agrupamentos morfológicos seguiram a nomeação dada aos clados das análises genéticas, embora haja casos diversos de ocorrência de exemplares com um fenótipo em uma área próxima à predominância de outro morfotipo (por ex., T 103 e T 105 – Apêndice I), pois nem sempre a diagnose morfológica é coincidente com a genética. Nas análises filogenéticas, também houve sequências que se agruparam em clados fora da coesão geográfica esperada (por ex., GL 716, 861, 895 – Apêndice I). Contudo, apesar de algumas discrepâncias nos dados moleculares em relação à geografia, existem características morfológicas observáveis que são compartilhadas por todos os exemplares e são reconhecíveis para esta espécie, como o achatamento dorso-ventral do crânio pouco acentuado, com caixa craniana alta e arredondada (Fig. 5). Ainda assim, considera-se que informações úteis sobre singularidades a respeito de tais agrupamentos devem ser comunicadas (Tabela 2), o que será feito a seguir.

O clado “Nordeste” é identificado por animais de dorso amarelado com listras conspícuas com pêlos de base e ponta negras, largas nos adultos e finas nos jovens e subadultos, sendo a listra mediana contínua e bem marcada da base da cauda até o focinho (Fig. 6). O ventre apresenta pêlos de base cinza e  $\frac{2}{3}$  finais de cor alaranjada, com aspecto de coloração uniforme, indistinta das laterais do corpo (Fig. 6). Os pêlos atrás da orelha são amarelados. No crânio não há processos pós-orbitais ou bordas cranianas desenvolvidas, embora as cristas lambdoidal e sagital possam ser levemente visíveis (Fig. 6). Existem exceções a este padrão geral em alguns caracteres, como a observação em apenas 1 indivíduo macho adulto da formação de processos pós-orbitais (UFMG 2005). Neste clado “Nordeste”, em que a divergência genética média é de 3,3%, encontram-se 4 sequências representadas por 2 haplótipos de indivíduos provenientes de 2 localidades próximas (30 km e 130 km, aproximadamente) a Recife, Pernambuco, que é a localidade-tipo de *M. americana* (Pine e Handley 2008). Estas sequências divergem em média 0,3% entre si e cerca de 3,4% das amostras de Itamari-BA e Wenceslau Guimarães-BA, seu grupo-irmão. No clado “Nordeste”, as amostras estão todas restritas ao norte do Rio Jequitinhonha (Fig. 1). Apesar disso, há amostras de várias localidades da Bahia, as quais não se agrupam todas em um mesmo clado. Duas amostras (mas um só haplótipo) da Estação Ecológica Wenceslau Guimarães (MTR 22034, 22215) e uma da Fazenda Alto São Roque, em Itamari (UFMG 2081), localidades acima do Rio de Contas (Fig. 1 – localidades 5 e 6), são geneticamente mais próximos a indivíduos de Pernambuco (Fig. 4). Entretanto, o indivíduo de Itamari exhibe morfologia idêntica a exemplares da costa da Bahia (Canavieiras, Ilhéus, Itacaré e Una;

Fig. 1 – localidades 7-14), que aparentemente estão restritos ao sul do Rio de Contas (exceto Fazenda Capitão, em Itacaré, que se localiza a cerca de 15 km ao norte do Rio de Contas) e ao norte do Rio Jequitinhonha (Fig. 1). Quanto às amostras de Wenceslau Guimarães, foi analisado apenas o DNA, não podendo ser feita nenhuma inferência quanto à morfologia.

Para o clado “Prado-BA”, composto por 2 indivíduos (1 adulto e 1 jovem) que tiveram seu DNA sequenciado e representam 2 haplótipos distintos que divergem geneticamente cerca de 0,5% (Fig. 4), foram analisados apenas os crânios dos vouchers coletados no Parque Nacional do Descobrimento, os quais têm morfologia idêntica ao clado “Nordeste”. Porém, o indivíduo adulto, possivelmente macho devido às feições cranianas, apresenta bordas temporais levemente desenvolvidas (Fig. 7). As amostras de Prado, que são delimitados ao norte pelo Rio Jequitinhonha e ao sul pelo Rio Mucuri (Fig. 1), constituem o grupo-irmão do clado “Norte do ES”, formando um agrupamento maior com divergência média de 2,7% (Fig. 4).

Embora filogeneticamente mais próximos de “Prado-BA”, os indivíduos do clado “Norte do ES”, cujas amostras de forma geral estão restritas ao norte pelo Rio Mucuri e ao sul pelo Rio Doce (exceto uma amostra de Colatina, coletada a cerca de 1 km ao sul da margem do rio; Fig. 1), têm morfologia mais semelhante àquela do clado “Nordeste”, com o mesmo padrão de pelagem dorsal, porém com listras sempre largas (Fig. 8). O ventre apresenta pêlos curtos com base cinza e ponta creme, variando entre um aspecto mais claro e distinto das laterais do corpo a uma coloração de tom mais fechado, sem divisão abrupta com as laterais (Fig. 8). O queixo é mais claro que o restante. Fêmeas jovens e subadultas, no entanto, têm a ponta do pêlo esbranquiçada, inclusive no queixo. Os pêlos atrás da orelha são amarelados. O crânio não tem processos pós-orbitais, mas há uma dilatação na região de formação destes. A crista lambdoidal é bem desenvolvida apenas nos machos adultos, os quais podem ter crânio de aparência robusta (Fig. 8).

Dois exemplares coletados em Itamaraju, Bahia, têm morfologia muito similar à dos indivíduos do “Norte do ES”, incluindo cor do dorso e ventre, padrão de listras e caracteres cranianos, apesar de geograficamente esta localidade ser mais próxima a Prado (cerca de 30 km) do que à localidade amostrada mais ao norte do Espírito Santo (Reserva Biológica Córrego do Veado, Pinheiros – cerca de 150 km). Se consideradas estas amostras como integrantes do clado “Norte do ES”, este passa a ser delimitado ao norte pelo Rio Jequitinhonha.

No clado “Centro-Sul do ES”, cujas amostras se localizam ao sul do Rio Doce (Fig. 1), identifica-se a variação qualitativa de crânio e de coloração da pelagem ligada ao dimorfismo sexual e ontogenia. Jovens e subadultos de ambos os sexos e fêmeas adultas têm dorso amarelado, listras conspícuas de base e ponta pretas, finas nos jovens e subadultos e largas nas fêmeas adultas, com listra mediana estendendo-se da base da cauda até o focinho, embora se torne escassa na região da cabeça a partir da altura dos olhos (Fig. 9). Os pêlos atrás da orelha são amarelados. Quanto à coloração ventral, os pêlos são curtos e de base de cor acinzentada, a qual cobre cerca de  $\frac{1}{3}$  da extensão total (Fig. 9). Em jovens e subadultos, a ponta do pêlo é esbranquiçada, enquanto adultos de ambos os sexos têm-na de coloração creme escura, podendo haver pêlos de ponta avermelhada na região inguinal e na garganta (Fig. 9). Machos velhos exibem dorso avermelhado com listras muito rarefeitas, quase imperceptíveis, de base preta e ponta avermelhada (Fig. 9), e pêlos atrás da orelha avermelhados. O crânio é robusto e arredondado, e apenas em adultos observa-se proeminência da crista lambdoidal e dos processos pós-orbitais como extensões alares nas cristas supraorbitais, o que ocasiona um estreitamento leve do frontal na região interorbital (Fig. 9).

No clado “Centro-Leste” estão presentes morfotipos em que também se observa mudanças relacionadas ao sexo e ao avanço da idade. O padrão de pelagem dorsal dos indivíduos de ambos os sexos e faixas etárias variadas é idêntico àquele do clado “Centro-Sul do ES”, embora haja fêmeas adultas com a condição da listra mediana contínua e bem marcada da base da cauda até o focinho, mas não tão pigmentada quanto no clado “Centro-Sul do ES” (Fig. 10). A região ventral é recoberta por pêlos curtos e cinzas em cerca de  $\frac{1}{3}$  da extensão total, com divisão abrupta de coloração com as laterais (Fig. 10). Em jovens e subadultos, a ponta do pêlo é esbranquiçada, enquanto adultos de ambos os sexos têm-na de coloração creme claro (Fig. 10), similar à condição de parte da amostra do clado “Norte do ES”, embora possa haver pêlos de ponta avermelhada na região inguinal e na garganta, como observado no clado “Centro-Sul do ES”. Machos adultos têm crânio robusto com ausência de processos pós-orbitais (mas pode haver dilatação para início da formação de tais) ou com desenvolvimento destes como extensões alares nas cristas supraorbitais, que estreitam o frontal na região interorbital, além de cristas e bordas desenvolvidas (Fig. 10). Neste grupo, inclui-se a sequência de DNA de 1 indivíduo (MN 46570) de *Monodelphis umbristriata* proveniente das proximidades da localidade-tipo (Veadeiros, GO). Esta exhibe distância par-a-par máxima de 0,5% com os demais membros deste agrupamento, o qual tem

apoio estatístico máximo na IB e de 98% na MV (Fig. 4). Além disso, a comparação do lectótipo, do paralectótipo e de 1 topótipo de *M. umbristriata* com séries de exemplares machos e fêmeas de todas as faixas etárias de *M. americana* provenientes de localidades diversas, permitiu averiguar que a morfologia dos exemplares do primeiro táxon, descrito com base apenas em espécimes machos, é idêntica àquela de *M. americana* (Fig. 10). Diante de todas estas evidências, atesta-se a sinonímia de *M. americana* e *M. umbristriata*, antes tidas como dúbias em relação ao seu *status* taxonômico como espécies distintas ou apenas variantes geográficas.

As sequências de DNA de 3 indivíduos provenientes da Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental (EPTEA) Mata do Paraíso, em Viçosa, Minas Gerais (GL 716, 861, 895), representadas por 1 haplótipo, agrupou-se ao clado “Centro-Sul do ES” na IB com suporte máximo (Fig. 4), divergindo no máximo 1,6% dos demais representantes do clado. Porém, o apoio estatístico na MV foi relativamente baixo (76%; Fig. 4), o que causa instabilidade incerteza sobre seu posicionamento filético, que pode ser mais próximo ao grupo “Centro-Leste”, onde estão localizadas as demais amostras de Minas Gerais. Em relação aos outros membros deste último clado, o haplótipo de Viçosa exibe um valor de distância genética máxima baixo, de apenas 2,4%. Além disso, visto que os padrões de pelagem dos jovens dos clados “Centro-Sul do ES” e “Centro-Leste” são idênticos e que os exemplares se tratam de jovens com listras, permanece a incerteza quanto à alocação correta.

*Monodelphis iheringi* (Thomas, 1888)

Localidade-tipo: Taquara, Rio Grande do Sul, Brasil

Este táxon foi recuperado com suporte máximo em ambas as análises, com divergência genética intraespecífica média de 1,8%. Essa espécie forma um grupo monofilético com outras duas espécies de listras, *M. americana* e *M. gardneri* Solari, Pacheco, Vivar & Emmons 2012, com 0,96 de suporte na IB, embora as relações filéticas entre esses táxons não tenha sido resolvida (Fig. 4; Tabela 1). Quanto à morfologia, *M. iheringi* espécie é a de menor tamanho no grupo de listras e não possui variações significativas ao longo de sua distribuição. Machos e fêmeas apresentam dorso amarelado com listras conspícuas e negras, largas nos adultos e subadultos e finas nos jovens (Fig. 11). A listra mediana cobre da base da cauda até o focinho, sendo tênue a partir da altura dos olhos (Fig. 11). O ventre é alaranjado apenas na porção central, com laterais mais claras, mas que não contrastam de forma brusca com as laterais do

corpo (Fig. 11). O rosto, a região atrás da orelha, o dorso das patas, e braços e coxas são recobertos por pêlos amarelados. O crânio não apresenta nenhum tipo de protuberância (Fig. 11) e o achatamento dorso-ventral é pronunciado, formando uma superfície quase plana na caixa craniana (Fig. 5; Tabela 2). O primeiro pré-molar superior mostra-se de tamanho igual ou maior que  $\frac{1}{3}$  do canino superior (Fig. 5).

*Monodelphis scalops* (Thomas, 1888)

Localidade-tipo: Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil

Nesta espécie que, em geral, é a de tamanho intermediário entre *M. americana* e *M. iheringi*, ocorre rarefação das faixas enegrecidas para ambos os sexos ao longo do desenvolvimento, sendo que os machos adultos não as apresentam e as fêmeas mantêm-nas por toda a vida, mas pouco conspícuas (Fig. 12). Esta mudança de estado de caráter demonstra o caso de dimorfismo sexual mais acentuado entre as espécies de listras. Quando jovens, indivíduos de ambos os sexos apresentam uma pelagem dorsal curta de tom amarelado entre as listras conspícuas, geralmente finas (Fig. 12). A cauda é levemente pilosa na base, recoberta dorsalmente por pêlos pretos e ventralmente por pêlos castanhos. Já entre os subadultos observa-se a gradação das listras que se tornam de aparência pálida e passam a ser envoltas por pêlos de base cinza e ponta amarelo pálido, podendo haver uma porção estreita de pêlos amarelos vivos antes dos flancos avermelhados, ou já se observa o padrão típico dos adultos marcadamente acinzentado nos ombros, onde as listras já não são mais visíveis, com flancos avermelhados (Fig. 12). As fêmeas adultas possuem dorso com pêlos de base cinza e ponta amarelo pálido, podendo ter uma porção de pêlos cinza bem destacada na região dos ombros, e listras muito pálidas em  $\frac{2}{3}$  do dorso (Fig. 12). Já os machos senis tipicamente têm  $\frac{2}{3}$  a metade do dorso com pêlos acinzentados e listras ausentes (Fig. 12; Tabela 2). Tal como na maioria dos subgrupos de *M. americana*, certos caracteres cranianos estão relacionados à variação de idade e ao dimorfismo sexual existente em *M. scalops*, sendo que machos adultos tendem a ter cristas e bordas proeminentes, além de caninos grandes e comprimidos lateralmente, cerca de 3 vezes maior que o terceiro pré-molar superior, enquanto fêmeas seguem o padrão oposto (Fig. 12).

A análise e comparação de séries de exemplares de *M. theresa* provenientes dos municípios de Teresópolis e Ilha Grande, no Rio de Janeiro, com *M. scalops*, compreendendo ambos os sexos e idades variadas, auxiliado pelas descrições originais e fotos dos holótipos, permitiu a observação da variação de crânio e pelagem ao longo do

desenvolvimento, o que levou à sinonimização destes táxons. Além disso, os dados moleculares apontam divergência intraespecífica média de apenas 1,3% para o clado de *M. scalops* (Fig. 4), no qual está inclusa 1 sequência produzida neste estudo a partir da amostra de 1 topótipo de *M. theresa* (Apêndice I) e outras 3 sequências usadas por Solari (2010) e depositadas no Genbank (Apêndice II), também reconhecidas como dessa espécie. A diagnose de *M. scalops* pode ser feita com base em características como cabeça e flancos castanho-avermelhados vivos, queixo de coloração ruiva, porém pálida, ventre com pêlos longos que conferem um aspecto lanoso, com cerca de  $\frac{2}{3}$  de cor acinzentada e ponta amarelada bem clara, coxas e braços de cor ferrugínea intensa, dorso das patas com pêlos marrons, listra mediana (quando visível) estendendo-se dos flancos até no máximo entre as orelhas, havendo resquíio desta no focinho (Fig. 12). O crânio é alongado e estreito (principalmente na região do rostró), sem processos pós-orbitais desenvolvidos (Fig. 12) e com achatamento dorso-ventral intermediário entre *M. americana* e *M. iheringi* (Fig. 5).

A análise da árvore de IB permitiu a observação que o grupo de espécies de listras não é monofilético, uma vez que *M. scalops*, que diverge em média 10,7% de *M. americana*, 9,2% de *M. iheringi* e 12,2% de *M. gardneri* (Tabela 1), não é o clado filogeneticamente mais próximo dessas espécies (Fig. 4). Isso indica que o caráter conspicuidade de listras evoluiu mais de uma vez no gênero, bem como a condição de rarefação das mesmas. Apesar disso, as espécies mostram convergência nos padrões de pelagem em algumas faixas etárias. Jovens de *M. americana* e de *M. scalops* são muito similares a *M. iheringi* de qualquer idade (Tabela 2). Porém, as espécies podem ser distinguidas com base na coloração ventral e também pela extensão da listra mediana dorsal (Tabela 2), o que indica que essa característica tradicionalmente utilizada para separar as espécies é relevante para o reconhecimento das mesmas. Em *M. iheringi*, a estria central se estende tenuamente da base da cauda até o focinho e os pêlos têm coloração alaranjada na porção central do ventre. Em *M. scalops*, a faixa mediana cobre dos flancos até no máximo a região das orelhas e o ventre tem aspecto acinzentado devido aos pêlos longos com predominância desta cor. Em *M. americana*, as variações geográficas mostram padrões com a listra do meio cobrindo da base da cauda até o focinho continuamente, sendo bem marcada ou escassa a partir dos olhos. O ventre pode variar entre uniformemente alaranjado ou com pêlos de base cinza e ponta esbranquiçada ou creme.

Considerando-se a distribuição geográfica dos espécimes, foi constatada simpatria das espécies de listras em algumas localidades. Para *M. americana* e *M. iheringi*, foi encontrada sobreposição de distribuição na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Oitrem, em Alfredo Chaves-ES (Fig. 1 – localidade 32 e Fig. 2 – localidade 4), onde foi analisado apenas 1 macho subadulto, e no município de Ubatuba-SP (Fig. 1 – localidades 72 e 73 e Fig. 2 – localidade 11), embora tenha sido analisada apenas 1 fêmea adulta de *M. americana*. Isto impossibilitou avaliar se o padrão de rarefação de listras em machos adultos de *M. americana* na RBDB, em Cariacica-ES, onde esta espécie coexiste com *M. iheringi*, também se mantém nestas localidades. *Monodelphis iheringi* e *M. scalops* são encontrados concomitantemente no Parque Nacional do Caparaó, Ibitirama-ES, em Pedra Branca, Parati-RJ, e no sudeste do estado de São Paulo, mais especificamente em Riacho Grande, São Bernardo do Campo, nas regiões de Capão Bonito e Ribeirão Grande (Fig. 2 – localidades 5, 9, 14, 20 e 21 e Fig. 3 – localidades 3, 18, 21, 40 e 44, respectivamente). Já *M. americana* e *M. scalops* são simpátricos na EPTEA Mata do Paraíso, Viçosa-MG, em Minduri-MG, na Fazenda São Geraldo, Além Paraíba-MG, na Fazenda Boa Fé, Teresópolis-RJ, em Ilha Grande-RJ e em Caucaia do Alto, Cotia-SP (Fig. 1 – localidades 37, 47, 48, 60, 68 e 78 e Fig. 3 – localidades 9, 11, 10, 13, 17 e 26, respectivamente). Há ainda locais de ocorrência simultânea das 3 espécies, como na região de Santa Teresa-ES e nos municípios de São Luiz do Paraitinga, Cotia e Piedade, em São Paulo (Fig. 1 – localidades 26-28, 70, 71, 76, 77 e 80; Fig. 2 – localidades 1, 2, 12, 15-19 e Fig. 3 – localidades 1, 2, 19, 22-34).

Em locais onde há simpatria de *M. americana* com *M. scalops* ou destas 2 com *M. iheringi*, e que foi possível analisar machos adultos, constatou-se que a tendência de rarefação de listras observada em machos adultos de *M. americana* na RBDB se repete em outras áreas tanto para *M. americana* quanto para *M. scalops*. No entanto, este fato não é recorrente em lugares onde não há sobreposição de outro táxon de listra com *M. americana*, como ocorre por exemplo em localidades do Nordeste e do norte do Espírito Santo, uma vez nestes casos se observa a presença de listras bem evidentes em todas as fases etárias para esta espécie. Interessante a observação de que esta distinção em características da pelagem (a rarefação de listras em machos) ocorre apenas em espécies de tamanhos similares, ou seja, *M. americana* e *M. scalops*, e não em *M. iheringi*, a de menor porte. Esta última não abdica das listras em nenhuma das faixas etárias, nem assume outras variantes de coloração.

## DISCUSSÃO

*Sistemática, taxonomia e distribuição geográfica.*—Segundo Gomes (1991), o grupo *americana* inclui *M. americana*, *M. iheringi*, *M. umbristriata* e *M. scalops*, sendo *M. theresa* considerada sinónmia desta última. Anteriormente ao presente estudo, apenas o já mencionado, embora não publicado, priorizou comparações entre os táxons de listras. Para descrever a diversidade, Gomes (1991) estabeleceu que esse agrupamento apresenta grau maior de variação entre as espécies em relação aos demais 5 conjuntos definidos por ele, embora essa variação seja gradativa, o que torna necessária a comparação entre as espécies morfológicamente relacionadas para separação correta. O presente trabalho permitiu a diagnose de algumas características singulares para a diferenciação das catitas de listras, o que é um avanço significativo, visto que são espécies que exibem diferenças morfológicas discretas, sendo extremamente similares em tamanho e coloração de pelagem, o que as torna crípticas de acordo com o sexo e a idade.

As semelhanças morfológicas amplas entre as espécies de listras foi vista por Pine e Handley (2008) ao observarem 9 exemplares de *M. theresa* provenientes de Minas Gerais, Petrópolis-RJ e Teresópolis-RJ (inclusive um indivíduo da Serra dos Órgãos, localidade-tipo deste táxon). Os autores afirmam que estes animais parecem ser um complexo de espécies, e que nenhum dos exemplares analisados é co-específico com o holótipo. Diferenças no tamanho entre o menor e o maior dos espécimes do grupo *americana-theresa* os convenceram de que os extremos não podem ser representantes do mesmo táxon, embora existam indivíduos de tamanho intermediário que interligam a diferença. Diante disso, eles pressupõem que pelo menos 3 espécies podem ser reconhecidas.

Assim, o diferencial do presente estudo foi a avaliação de séries de exemplares de todas as faixas etárias e ambos os sexos, provenientes de localidades intermediárias entre aquelas relativamente isoladas umas das outras para onde espécies de listras eram conhecidas. Isso permitiu diluir as diferenças existentes entre os extremos, avaliar as variações existentes e perceber o contínuo no qual se inserem os espécimes. Ao longo da história, estes fatores têm causado dificuldade para alocação dos exemplares aos epítetos específicos, principalmente em função do uso quase exclusivo de caracteres relacionados à conspicuidade e extensão das faixas para separação. Embora não tenha especificado a qual das formas listradas de *Monodelphis* ele se referia, essa constatação

levou Cabrera (1958) a afirmar que as listras são um caráter de pouco valor taxonômico, visto que quando presentes tendem a desaparecer em indivíduos adultos. Porém, uma análise minuciosa de tais características no presente estudo levou à compreensão de que elas são úteis no reconhecimento dos táxons e, portanto, valiosas para a taxonomia do grupo.

Com a diagnose de caracteres para distinção dos táxons e a avaliação das variações existentes (baseadas tanto em dados moleculares quanto morfológicos), constatou-se a simpatria das catitas de listras em várias localidades do Brasil, o que corrobora os relatos de que muitos complexos de espécies crípticas são simpátricas, provendo evidências indiretas e consistentes de que entre estas entidades distintas não há e não pode haver troca de material genético recente (Hebert et al. 2004; Stuart et al. 2006), o que as tornam unidades diferentes. Além disso, também se observou a ampliação da distribuição geográfica das espécies em relação à última compilação realizada para mamíferos (Gardner 2008). Com a sinonimização de *M. umbristriata*, *M. americana* passa a ter registros também em Goiás, o que configura um aumento na distribuição deste táxon pelo Brasil (Fig. 1). *Monodelphis iheringi* passa a ser registrada no estado do Rio de Janeiro (Fig. 2), o que mostra sua aparente restrição às florestas atlânticas litorâneas do sul e sudeste do país. Já *M. scalops*, apontada como espécie criticamente em perigo da fauna do Espírito Santo (Chiarello et al. 2007), teve sua distribuição aumentada no estado, sendo registrada também no Parque Nacional do Caparaó, em Ibitirama (Fig. 3). Além disso, foram adicionadas novas localidades de ocorrência no planalto atlântico de São Paulo (Fig. 3).

Em relação às relações interespecíficas, embora geograficamente restrita à encosta oriental da Cordilheira dos Andes (Solari et al. 2012), *M. gardneri* é uma espécie de listra que se mostra filogeneticamente mais próxima à *M. americana* e *M. iheringi*, distribuídas na Mata Atlântica do Brasil, com as quais compartilha grande semelhança morfológica. Apesar de inesperado, esse padrão biogeográfico também é verificado para outros vertebrados, como sapos hilídeos (Faivovich et al. 2004, 2005), psitacídeos (Ribas et al. 2007) e roedores sigmodontíneos (Percequillo et al. 2004; Pardiñas et al. 2005; Villalpando et al. 2006; Percequillo et al. 2011).

A avaliação dos resultados obtidos permitiu observar que *Monodelphis iheringi* é um animal cuja abundância nos ambientes sempre é menor em relação às demais catitas de listras, o que é corroborado por dados de inventários faunísticos, cujas coletas se restringem a menos de 10 indivíduos (Tonini et al. 2010; Cherem et al. 2011; Rocha et

al. 2011) mesmo com uso de *pitfalls*, que são eficientes para a coleta de espécies terrestres (Umetsu et al. 2006). Embora neste estudo tenha havido uma complementação dos dados de ocorrência desta espécie no Brasil, bem como a definição de caracteres morfológicos para seu reconhecimento, a quantidade pequena de dados na literatura acaba por inseri-la na lista de mamíferos com dados deficientes no Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (Chiarello et al. 2008), principalmente em vista de problemas relacionados às suas exigências ecológicas (Brito et al. 2008), indicando que o táxon deve ser melhor investigado em relação aos aspectos de sua história natural. Ainda, em relação à sua posição filogenética no gênero, o presente trabalho reporta *M. iheringi* inserido em uma tritomia com *M. americana* e *M. gardneri* (Fig. 4). Esse resultado contrasta com aquele obtido por Caramaschi et al. (2011), em que *M. iheringi* demonstra proximidade maior ao grupo formado por *M. domestica*, *M. glirina* e *M. brevicaudata*, com suporte máximo nas análises filogenéticas. Porém, este último trabalho utiliza apenas 1 sequência desta espécie, enquanto que o atual conta com amostragem maior, com 14 sequências representadas por 12 haplótipos, incluindo a sequência usada por Caramaschi et al. (2011), o que torna as conclusões mais robustas.

*Monodelphis scalops* (Thomas, 1888) foi descrita com base em 1 exemplar macho, com procedência do Brasil. Posteriormente, Vieira (1950) restringiu a localidade-tipo para Teresópolis, Rio de Janeiro. Já *M. theresa* Thomas, 1921 foi descrita a partir de 1 fêmea adulta conservada em meio líquido e posteriormente taxidermizada, procedente da Serra dos Órgãos, Teresópolis, Rio de Janeiro. No presente trabalho, o holótipo de *M. theresa* é considerado um subadulto de classe 5, fato este também observado por Pine e Handley (2008) com base nos mesmos caracteres estabelecidos neste estudo. Embora estas espécies tenham sido descritas com base em indivíduos de sexos e idades distintas, as descrições originais dos caracteres de ambas são amplamente coincidentes. Apesar de citado por Gomes (1991), mas nunca publicado na literatura, é o fato de que certas fases etárias de *M. scalops* possuem listras dorsais nítidas. Baseado em dados morfológicos, Gomes (1991) propôs a sinonimização de *M. scalops* e *M. theresa* ao observar séries de exemplares de todos os sexos e idades, indicando haver variação de pelagem em que jovens têm listras dorsais nítidas como em *M. americana*, mas que desaparecem lentamente com a idade. Este fato também foi observado por Miranda-Ribeiro (1936) para exemplares reconhecidos como *M. theresa*. Recentemente, Solari (2010) usou dados de cit b e encontrou 1 clado em que sequências de *M. theresa* e *M. scalops* se agruparam com média de divergência genética intraespecífica baixa, similar à

situação encontrada neste trabalho. Este autor propôs que se a análise morfológica do exemplar identificado como *M. scalops* correspondesse ao padrão típico dos adultos da espécie, então as afirmações da inexistência de *M. theresa* como espécie válida feitas por Gomes (1991) poderiam ser verificadas. A inserção das sequências de *M. theresa* usadas por Solari (2010) e seu agrupamento no clado aqui reconhecido como *M. scalops*, a análise morfológica do referido exemplar de Minas Gerais (UFMG 2251) e também de séries de animais em que se pôde contemplar a variação ligada à ontogenia e dimorfismo sexual (inclusive em uma série de exemplares de Teresópolis-RJ) corroboraram a sinonímia de *M. theresa*.

*Monodelphis americana* e *M. umbristriata* demonstram uma relação taxonômica problemática ao longo da história desde o reconhecimento desta última forma por Miranda-Ribeiro (1936). Cabrera (1958) considerou ambas como sinônimas a partir da análise da descrição original de *M. umbristriata* e concluiu que esta era apenas uma variação geográfica do estado de Goiás. Em sequência, Pine (1976) considerou, a partir de um único exemplar macho de Passos-MG, que *M. umbristriata* é um táxon distinto, com base na coloração e aspectos cranianos coincidentes com a descrição original, embora houvesse exceções quanto às tonalidades de algumas partes do corpo. Neste trabalho, ele também relata a co-existência de *M. americana*, mas considera a simpatria como algo supérfluo diante de suas diferenças. Percebendo a complexidade do padrão de listras dorsais, Pine et al. (1985) relatam que a variação existente quanto à conspicuidade destas pode estar relacionada à variação sazonal (segundo o que foi relatado por Thomas 1888) ou ao dimorfismo sexual. Na última publicação que avalia diferenças morfológicas, discute o *status* taxonômico de *M. umbristriata* e a define como espécie válida, Lemos et al. (2000) compararam caracteres de crânio e pelagem de um topótipo com exemplares de *M. americana* do Nordeste, restritos às proximidades de Pernambuco (localidade-tipo). Os demais exemplares avaliados no estudo provenientes de localidades no Pará e de Brasília-DF, por se mostrarem como intermediários entre os extremos morfológicos do que foi reconhecido como *M. americana* e *M. umbristriata*, não foram alocados a espécies, mas sim considerados como grupo *americana*, a fim de evitar problemas taxonômicos. O caráter singular para determinação das espécies foi a evidência das listras, em que *M. americana* as possui bem nítidas, enquanto *M. umbristriata* têm-nas pouco perceptíveis. Esta característica também foi a justificativa para Pine e Handley (2008) reconhecerem *M. umbristriata* como táxon válido em uma compilação de mamíferos da América do Sul, uma vez que

não há publicações que relatem rarefação de listras em nenhuma outra espécie de *Monodelphis*. Entretanto, estes mesmos autores têm dúvidas quanto ao reconhecimento das espécies como entidades distintas, afirmando que há pontos de simpatria, além de aparentemente não existirem diferenças cranianas entre os táxons.

De fato, *M. umbristriata* é conhecida na literatura por apenas 7 exemplares de localidades relativamente distantes entre si (Veadeiros-GO, Piracicaba-SP e Passos-MG; Lemos et al. 2000; Pine e Handley 2008). A observação dos extremos e das variações em locais intermediários tidos historicamente como lacunas de estudo ao longo da distribuição (inclusive de todos os exemplares vistos por Lemos et al. 2000), a confirmação dos relatos de simpatria de *M. americana* e *M. umbristriata* (como em Passos-MG e no planalto atlântico de São Paulo) e o agrupamento da sequência do topótipo desta última espécie produzida neste trabalho no clado aqui reconhecido como *M. americana*, confirmam o fato previamente levantado de que *M. americana* tem uma distribuição geográfica ampla, representada por um gradiente geográfico com variação morfológica grande (Gomes 1991). De forma similar aos resultados das análises genética deste trabalho, Caramaschi et al. (2011) também encontraram um clado com suporte estatístico máximo na IB e na MV em que a sequência do mesmo topótipo de *M. umbristriata* aqui analisada se agrupou entre amostras de *M. americana*, sendo que o comprimento dos ramos da árvore entre as sequências são muito curtos, o que demonstra divergência genética baixa. Assim, *Monodelphis umbristriata* fica estabelecida apenas como uma forma geográfica ocorrente principalmente a partir da região Centro-Sul do Espírito Santo, que representa a zona intermediária até então com ausência de amostragem e avaliação.

Para os espécimes de classes etárias diversas dos clados “Centro-Sul do ES” e “Centro-Leste”, embora o dimorfismo sexual resulte em diferenças morfológicas acentuadas, observa-se que entre fêmeas adultas e jovens de ambos os sexos a alteração de pelagem é menos conspícua, enquanto machos mostram um padrão completamente distinto, semelhante ao que foi encontrado para *Marmosops incanus* (Oliveira et al. 1992).

A variação morfológica grande em *M. americana* é acompanhada pelos caracteres genéticos, o que é explicitado pela formação de um clado com divergência genética de cerca de 3,9%, comparável às divergências descritas por Solari (2010) como aceitáveis para espécies de *Monodelphis* com distribuição geográfica ampla, além da formação de 5 subclados dentro da espécie. Além disso, existem flutuações entre os tipos de dados

distintos, que geram certas incongruências do que seria esperado em termos de distribuição espacial. Porém, estas disparidades podem estar relacionadas ao habitat e elementos geográficos da paisagem dos locais de vida dos animais. O distanciamento genético de 3 exemplares, 1 de Itamari e 2 de Wenceslau Guimarães, dos demais pode estar condicionado ao local de sobrevivência dos espécimes, que permitiu isolamento parcial e diferenciação do restante dos exemplares da Bahia. Os pontos de coleta das amostras de Itamari e Wenceslau Guimarães são caracterizados como brejos de altitude, devido à presença de Floresta Ombrófila Densa em meio ao entorno mais seco, em altitudes entre 500 e 1000 metros. Este cenário é diferente das demais áreas da costa da Bahia, que se apresentam como um ambiente caracterizado por fragmentos primários ou secundários de Mata Atlântica, com abundância alta de lianas e epífitas em altitudes baixas, que variam de 5 a 60 metros (Napoli e Pimenta 2003; Schiavetti et al. 2010; Dias et al. 2011).

A oscilação do posicionamento filogenético do haplótipo da EPTEA Mata do Paraíso, em Viçosa-MG, localidade com altitude entre 600 a 800m (Meira-Neto 1997), demonstra que apesar da incerteza, os indivíduos estão condicionados a locais de altitudes médias a altas, visto que no clado “Centro-Sul do ES”, os pontos de amostragem são de altitudes variáveis entre 550 m (RBDB) e 700 m (Santa Teresa) em média, e no clado “Centro-Leste”, entre 830 m (Cotia-SP) e 1300 m (RPPN Santuário do Caraça, Santa Bárbara-MG), todos com paisagens variando entre Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Estacional Semidecidual Montana (Aquiye e Santos 2007; Canelas e Bertoluci 2007; Talamoni e Assis 2009; Bataghin et al. 2010; Tonini et al. 2010), sendo que a EPTEA Mata do Paraíso se encaixa nesta última categoria (Velooso et al. 1991).

Abordagens filogeográficas recentes têm sido usadas com sucesso para desvendar a estrutura genética intraespecífica de pequenos mamíferos (Mitsainas et al. 2009; Giarla et al. 2010; Turmelle et al. 2011), incluindo certas espécies de *Monodelphis* (Caramaschi et al. 2011; Carvalho et al. 2011). Esses estudos, por vezes confrontados com dados morfológicos, têm revelado que as espécies caracterizadas por distribuição geográfica ampla frequentemente abrigam unidades evolutivas múltiplas (Taylor et al. 2009; Willows-Munro e Matthee 2009). Isto corrobora os resultados encontrados para *M. americana*, que está subdividido em 5 subgrupos, sendo que 4 destes aparentemente têm sua distribuição delimitada pelo padrão de drenagem das bacias hidrográficas da região Sudeste, com os rios separando populações até dentro de um mesmo subgrupo. Os

padrões de disjunção por rios encontrados neste estudo para *M. americana* foram igualmente reportados em outros trabalhos. Para *Rhipidomys mastacalis* e *Marmosops incanus*, Neves (2010) verificou que ao norte do Rio de Contas há uma população distinta daquela estabelecida entre o sul do Rio de Contas e o norte do Rio Jequitinhonha, sendo que estas 2 populações são grupos-irmãos. Comparativamente, no clado “Nordeste” pode se verificar tal padrão entre Pernambuco + Itamari-BA + Wenceslau Guimarães-BA em relação à costa da Bahia (Fig. 4). Reforçando o papel do Rio Jequitinhonha como delimitador da distribuição de espécies, Dias et al. (2010) encontraram um clado para *Micoureus demerarae* cujas amostras da região sul da Bahia estão restritas ao norte deste curso d’água.

Já o Rio Mucuri é relatado como divisor de populações ao norte e ao sul em pequenos mamíferos (Neves 2010) e lagartos (Pellegrino et al. 2005), situação idêntica à observada entre “Prado-BA” e “Norte do ES”, com valores de divergência similares aos do presente trabalho. Porém, Neves (2010) encontrou valores médios de divergências genéticas altos (de 8 a 10%) para *Me. nudicaudatus* e *Micoureus* sp., e indicou que os agrupamentos encontrados refletem a existência de 2 espécies nessa região, o que é corroborado por estudos anteriores com diferentes tipos de dados (Costa 2003; Vieira 2006). Entretanto, em *Monodelphis americana* os valores são comparativamente baixos (cerca de 3,9%), o que não justifica a separação em 2 espécies, mas sim em 2 grupos filogeográficos, como ocorre em *R. mastacalis* e *Ma. incanus* (Neves 2010).

As amostras dos clados “Norte do ES” e “Centro-Sul do ES” mostram-se delimitadas pelo Rio Doce, para o qual há uma gama de estudos que o identificam como barreira para diferentes grupos de vertebrados (Pellegrino et al. 2005; Cabanne et al. 2007; Brunet et al. 2010; Neves 2010; Tonini 2010), reconhecendo-o como demarcador de distribuições geográficas, com divisão de grupos ao norte e ao sul de seu curso.

Nas últimas décadas, as análises de DNA mitocondrial têm sido utilizadas como forma de complementação aos estudos evolutivos, provendo informações novas para campos de pesquisa diversos (Moritz et al. 1987), principalmente para as inferências filogenéticas entre táxons intimamente relacionados (Wilson et al. 1985). Diante do fato que a taxonomia do grupo tem se mostrado problemática devido à convergência morfológica grande entre as espécies, e que isto tem acarretado dificuldades de alocação correta dos exemplares a um nível específico baseado em análises sistemáticas tradicionais, os dados genéticos mostraram-se como uma ferramenta eficiente para definição das relações cladísticas entre os táxons e para o reconhecimento das espécies

(muitas vezes simpátricas) de catitas de listras, o que sugere que as informações moleculares devem ser incorporadas à pesquisa dos taxonomistas como algo rotineiro (Bickford et al. 2006).

Apesar do uso continuado do *cytb* em estudos de mamíferos, que se mostra como um bom marcador para diagnose molecular das espécies (Agrizzi et al. 2012), no presente trabalho o suporte estatístico baixo em alguns nós da árvore impossibilitou a resolução das relações filéticas entre as espécies. Tal dificuldade pode ser resolvida a partir da adição de sequências de genes nucleares para a construção de filogenias multigênicas, uma vez que o uso exclusivo de marcadores moleculares mitocondriais tem sido criticado para recuperação das relações filéticas devido à perda de resolução à medida que se aumenta a profundidade dos ramos das árvores (Steppan et al. 2005; Jansa et al. 2006), pois as taxas de evolução elevadas levam ao acúmulo rápido de homoplasias (Steppan et al. 2004). Além disso, a origem dos didelfídeos é antiga, datando do Paleoceno Inferior (Oliveira e Goin 2006), o que demonstra a necessidade da adição de marcadores que tenham taxa de evolução mais lenta para melhor resolução e compreensão das relações em representantes desta família.

*Ter ou não ter: eis a questão.*—Padrões de cor que envolvem listras, pintas ou outras marcas, têm sido considerados uma característica bem sucedida para disfarce na natureza e estão geralmente associados a aspectos da história natural dos indivíduos, como camuflagem, evasão de predadores e comunicação social (Cott 1940; Searle 1968; Rowland 1979; Endler 1990). Isso é especialmente verdadeiro para mamíferos, variando de zebras a morcegos (Godfrey et al. 1987; Fenton 1992; Ortolani 1999), sendo que não raramente estes animais apresentam padrões de coloração críptica ou inconspícua em seus habitats naturais (Godfrey et al. 1987; Caro 2005; Stevens e Merilaita 2011).

Em particular para os padrões de listras, há estudos de seus papéis sob a ótica evolutiva principalmente para espécies de grande porte com hábitos diurnos, que explicitam a relação entre camuflagem e vivência em ambientes de área aberta (Ortolani 1999; Caro 2005). Em zebras e tigres, listras podem servir para camuflagem, fazendo com que estes animais, majoritariamente diurnos, não sejam vistos por seus predadores ou presas, por confundirem-nos com o habitat natural (Godfrey et al. 1987; Graván e Lahoz-Beltra 2004). Alternativamente, as listras podem criar uma ilusão de ótica que aumenta o tamanho aparente do animal, além de ocasionalmente causar confusão quanto ao posicionamento real do indivíduo (Vaughan 1986).

Entretanto, não é incomum a existência de táxons de pequeno porte que apresentam um padrão de faixas longitudinais regulares em sua pelagem, cujos picos de atividade ocorrem durante o dia e seu habitat encontra-se associado a formações florestais, tais como esquilos da América do Norte (*Tamias* spp. e *Spermophilus lateralis*) ou da Ásia (*Funambulus palmarum*), o rato terrestre de quatro listras do sudeste africano (*Rhabdomys pumilio*) e os mangustos listrados de Madagascar (*Galidictis fasciata*, *G. grandidieri* e *Mungotictis decemlineata*). Apesar da recorrência de padrões listrados na natureza, nenhuma significância adaptativa tem sido atribuída para os mamíferos de tamanho menor.

*Monodelphis* é um gênero de marsupiais pequenos, terrestres e de hábitos diurnos (Davis 1947; Nitikiman e Mares 1987; Emmons e Feer 1997; Argot 2002), em que no complexo de espécies de listras é possível observar variação na conspicuidade das listras negras horizontais. E quais as implicações desta característica vantajosa ser disputada entre membros próximos de uma mesma linhagem?

Variação em padrões de cor entre populações de uma mesma espécie têm sido relatados em diversos grupos de animais, incluindo humanos (Aoki 2002; Hoekstra et al. 2006; Maan e Cummings 2012). A função desta variação tem sido atribuída ao balanço entre diferenças no risco de predação, seleção sexual e reconhecimento entre pares (Endler 1978; Deutsch 1997), sendo que a primeira explicação geralmente favorece uma coloração críptica, enquanto que as duas últimas favorecem uma coloração conspícua, usada tipicamente para uma comunicação eficiente no cortejo ou territorialidade (Endler 1978, 1983, 1990; Deutsch 1997).

Para aprimorar os estudos que tentam conferir significados aos padrões de cor, dados genéticos têm sido usados como uma forma de revelar origens independentes de um mesmo fenótipo, sendo importante para o reconhecimento de modelos de evolução fenotípica (Mundy et al. 2004). A análise das trajetórias ontogenéticas dentro de um contexto filogenético fornece uma ferramenta poderosa para documentar padrões de evolução fenotípicos, sendo amplamente aplicado ao estudo de características morfológicas (Kluge e Strauss 1985; Klingenberg 1998; Mabee 2000). Isto é especialmente válido no que diz respeito a casos de dimorfismo sexual (Björklund 1991; Reilly et al. 1997; Emlen 2000; Badyaev et al. 2001), tal como observado em alguns grupos de *M. americana* e em *M. scalops*.

A análise dos dados moleculares mostrou que o grupo de espécies de listras não é monofilético, uma vez que *M. scalops* não é o táxon filogeneticamente mais próximo a

*M. americana* e *M. iheringi*, recuperadas em uma tritomia juntamente com *M. gardneri* com suporte significativo na análise Bayesiana (Fig. 4). Assim, demonstra-se que a conspicuidade das listras longitudinais, bem como a condição de rarefação das mesmas, são características homoplásticas. A recorrência do aparecimento de listras no gênero ocasiona formas convergentes morfológicamente durante a fase de vida jovem das 3 espécies. Trazendo a perspectiva da camuflagem usada para animais de grande porte e aplicando-a às catitas de listras, nota-se que os juvenis dessas espécies possuem listras. Nesse caso, reforça-se a função das faixas em minimizar o risco de predação, em uma época de vida em que os indivíduos são mais vulneráveis e ainda não maduros sexualmente. Ou seja, a seleção natural age de forma a manter os juvenis de todas as espécies muito similares pelo fato de que, como as estrias minimizam a visualização no ambiente, tornar-se críptico mostra-se vantajoso em relação à competição entre os indivíduos pela sobrevivência. Uma diferenciação prematura em coloração uniforme com listras pouco nítidas, como nos táxons que apresentam dimorfismo sexual, sujeitaria os juvenis à predação mais precocemente. A ocorrência de padrões listrados de pelagem em filhotes e juvenis de espécies que não mantêm listras quando adultos, como por exemplo em antas (Eisenberg e Redford 1999; Sekiama et al. 2011), intensifica a efetividade desta camuflagem na proteção de jovens.

Ainda, para o grupo das catitas de listras, viu-se que há padrões de pelagem variáveis ligados ao sexo e idade em *M. americana* e *M. scalops*, que se diferenciam de *M. iheringi* principalmente pela conspicuidade das faixas negras dorsais, sendo que esta última espécie nunca perde suas listras. Além disso, *M. iheringi* se destaca pouco no ambiente por seu tamanho diminuto, sendo mais difícil de ser detectada pelos predadores, enquanto que *M. americana* e *M. scalops* têm porte maior e são mais fáceis de se tornarem alvos.

Para *M. americana* e *M. scalops*, a distinção dos caracteres entre machos e fêmeas só ocorre em estágios de vida avançados. Isto é consistente com a observação de que a evolução morfológica envolve mudanças terminais na ontogenia (Mabee 2000), as quais são acompanhadas pelo estabelecimento de caracteres dimórficos, dado que normalmente os sexos divergem de uma morfologia semelhante e passam a se diferenciar mais especificamente no período coincidente com a maturação sexual (McNamara 1995).

Historicamente, estudos de dimorfismo sexual assumem que a evolução atua sobre machos (Shine 1989; Hedrick e Temeles 1989; Brooks 1991; McNamara 1995),

principalmente quando a seleção sexual é utilizada como explicação para a diferenciação e manutenção de caracteres sexuais secundários. No presente trabalho, a constatação da rarefação de listras em machos senis de *M. americana* apenas em locais onde há sobreposição de distribuição geográfica com outro táxon de listra, sugere que tal fenômeno possa ser direcionado pela seleção sexual em detrimento de outros fatores (como a evasão de predadores), pois a despigmentação das faixas diferencia-os das fêmeas. De fato, em locais onde não há simpatria, como em localidades do Nordeste e do norte do Espírito Santo, observa-se a manutenção de listras bem evidentes e consequente ausência de dimorfismo sexual nesta espécie por toda a vida (Fig. 5 e 7), possivelmente devido ao fato que os indivíduos não necessitam se diferenciar para identificar seus co-específicos.

À primeira vista, a rarefação das listras pode parecer algo desvantajoso, pois torna os indivíduos mais visíveis aos predadores. Entretanto, tendo em vista que padrões de coloração de pelagem podem favorecer a comunicação intraespecífica (Rowland 1979), afetando a agregação, o cuidado parental e o reconhecimento de cópula, em lugares onde há co-existência de espécies é interessante que os machos percam suas listras, pois do ponto de vista evolutivo, é mais valoroso manter as fêmeas listradas e mais inconspícuas aos olhos dos predadores, visto que são elas as responsáveis pela amamentação e cuidado dos filhotes (Reynolds et al. 2002; Pough et al. 2008). Já os machos se tornam mais susceptíveis à predação, o que é contrabalanceado pelo fato de serem mais atrativos às parceiras, pois embora a coloração mais contrastante com o ambiente (no caso, com ausência de listras para camuflagem) seja prejudicial por um lado, essa se torna um diferencial para o reconhecimento de pares em relação ao outro táxon simpátrico. A despigmentação nos machos pode ser visto pelas fêmeas como um indicativo de bons genes, uma vez que elas optam por aqueles que julgam ser os mais capazes de deixar mais descendentes.

Analisando em conjunto a distribuição geográfica de *M. americana*, *M. scalops* e *M. iheringi*, percebe-se que há sobreposição das áreas de ocorrência somente a partir da região sudeste do Brasil, em direção ao sul do país. Nestes locais, a probabilidade de ocorrência de simpatria entre os táxons é muito grande, visto que a distribuição das espécies se entrelaça bastante. Tendo isso em vista e considerando que o padrão de rarefação das faixas longitudinais também surgiu mais de uma vez no gênero, pode-se inferir que para machos adultos de *M. scalops*, manter-se sem resquíio algum de listras e aparentar uma coloração uniforme fortemente vermelhada, com uma banda de pêlos

cinza nos ombros, é mais vantajoso. Isto porque como sua distribuição está inserida por completo em locais onde a possibilidade de haver simpatria com outro táxon é quase total, não há razão para os machos deste táxon apresentarem plasticidade na ocorrência de listras em diferentes populações em sua área de distribuição, uma vez que isto poderia acarretar convergência morfológica, e, conseqüentemente, confusão no reconhecimento de pares. Tal dedução é reforçada pelo fato de que em locais onde *M. americana* apresenta distribuição exclusiva, vê-se que os machos da referida espécie mantêm as listras, pois não há co-existência com outro táxon para permitir competição interespecífica.

Em suma, em casos de alopatria, as listras se mantêm nos adultos de ambos os sexos com a função de camuflagem, enquanto que em lugares onde há simpatria, a seleção sexual atua como o processo direcionador para diferenciação da pelagem nos machos, em detrimento das vantagens oferecidas pela manutenção das faixas longitudinais.

Portanto, são reconhecidos 3 grupos de *Monodelphis* de listras com ocorrência na costa Atlântica e região centro-sul do Brasil: *M. americana*, *M. iheringi* e *M. scalops*. Todas apresentam variação morfológica interespecífica em relação ao sexo e idade, podendo ser diagnosticadas com base em caracteres morfológicos e moleculares, sendo também simpátricas em localidades diversas. A primeira espécie é de ocorrência ampla e exibe variação morfológica intraespecífica grande e clados localizados regionalmente, estando mais proximamente relacionada à segunda espécie, *M. iheringi*, de ocorrência mais restrita e variação intraespecífica menor. A terceira espécie, *M. scalops*, também se restringe ao sudeste brasileiro, mas apresenta a maior variação intraespecífica para o grupo de listras no que se refere ao dimorfismo sexual e ontogenia. Além disso, exibe divergência genética grande das demais catitas de listras, estando mais relacionada a outras espécies de *Monodelphis*, o que indica evolução independente das listras no agrupamento em questão.

Em relação à função adaptativa para a ocorrência de listras nas espécies de *Monodelphis*, conclui-se que estas estejam primariamente relacionadas à função de evasão de predadores nestas espécies com hábitos diurnos, como demonstrado pela presença de listras em todas as faixas etárias de *M. iheringi* – a espécie que mais se diferencia das demais em tamanho corporal – e em fêmeas e juvenis das espécies de maior porte quando em simpatria, mas também em machos de *M. americana* em condições de alopatria. Secundariamente, a função estaria ligada à seleção sexual para o

reconhecimento de parceiros, já que quando em simpatria, os machos perdem suas listras tanto em *M. americana* quanto em *M. scalops*. Como em outras espécies com dimorfismo sexual acentuado de pelagem (macacos-de-cheiro – Goldschmidt et al. 2009; lêmures – Caro 2011) ou plumagem (tamnofilídeos – Tobias e Seddon 2009) são as fêmeas que retêm o padrão que confere ao indivíduo maior camuflagem no ambiente. Ressalta-se que estas conclusões foram baseadas em observações de espécimes coletados em campo e análises de exemplares em coleções zoológicas. Ainda que estas observações sejam bastante contundentes em seu conjunto, um próximo passo seria a realização de experimentos específicos, tanto em campo quanto em laboratório, para o teste explícito das hipóteses propostas.

#### LITERATURA CITADA

- AGRIZZI, J., A. C. LOSS, A. P. C. FARRO, R. DUDA, L. P. COSTA, E Y. L. R. LEITE. 2012. Molecular Diagnosis of Atlantic Forest Mammals Using Mitochondrial DNA Sequences: Didelphid Marsupials. *The Open Zoology Journal* 5:2–9.
- AOKI, K. 2002. Sexual selection as a cause of human skin colour variation: Darwin's hypothesis revisited. *Annals of Human Biology* 29:589–608.
- AQUIJE, G. M. F. V., E I. K. F. SANTOS. 2007. Levantamento Florístico de Pteridófitas da Reserva Biológica Augusto Ruschi - Santa Teresa – ES. *Revista Brasileira de Biociências* 5:909–911.
- ARGOT, C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76–108.
- BADYAEV, A. V., L. A. WHITTINGHAM, E G. E. HILL. 2001. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. III. Developmental basis. *Evolution* 55:176–189.
- BATAGHIN, F. A., F. BARROS, E J. S. R. PIRES. 2010. Distribuição da comunidade de epífitas vasculares em sítios sob diferentes graus de perturbação na Floresta Nacional de Ipanema, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 33:501–512.
- BICKFORD, D., D. J. LOHMAN, N. S. SODHI, P. K. L. NG, R. MEIER, K. WINKER, K. K. INGRAM, ET AL. 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22:148–155.
- BJÖRKLUND, M. 1991. Coming of age in fringillid birds: heterochrony in the ontogeny of secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology* 4:83–92.

- BRITO, D., D. ASTÚA DE MORAES, D. LEW, E P. SORIANO. 2008. *Monodelphis iheringi*. In IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2011.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Acesso em 08 de janeiro de 2012.
- BROOKS, M. J. 1991. The ontogeny of sexual dimorphism: quantitative models and a case study in labrisomid blennies (Teleostei: *Paraclinus*). *Systematic Zoology* 40:271–283.
- BRUFORD, M. W., O. HANOTTE, J. F. Y. BROOKFIELD, E T. BURKE. 1992. Single-Locus and DNA fingerprinting. Pp. 225–269 in *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach* (A.R. Hoelzel, ed.). IRL Press, Oxford, United Kingdom.
- BRUNES, T. O, F. SEQUEIRA, C. F. B. HADDAD, E J. ALEXANDRINO. 2010. Gene and species trees of a Neotropical group of tree frogs: Genetic diversification in the Brazilian Atlantic Forest and the origin of a polyploid species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57:1120–1133.
- CABANNE, G. S., F. R. SANTOS, E C. Y. MIYAKI. 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91:73–84.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. Metatheria-Unguiculata-Carnivora. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 4:5–11.
- CANELAS, M. A. S., E J. BERTOLUCI. 2007. Anurans of the Serra do Caraça, southeastern Brazil: species composition and phenological patterns of calling activity. *Iheringia, Série Zoologia* 97:21–26.
- CARAMASCHI, F. P., F. F. NASCIMENTO, R. CERQUEIRA, E C. R. BONVICINO. 2011. Genetic diversity of wild populations of the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia: Didelphidae), in Brazilian landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 104:251–263.
- CARO, T. 2005. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience* 55:125–136.
- CARO, T. 2011. The functions of black and white colouration in mammals: review and synthesis. Pp. 298–329 in *Animal Camouflage: Mechanisms and Function* (M. Stevens e S. Merilaita, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- CARVALHO, B. A., L. F. B. OLIVEIRA, A. R. LANGGUTH, C. C. FREYGANG, R. S. FERRAZ, E M. S. MATTEVI. 2011. Phylogenetic relationships and phylogeographic patterns in *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Mammalogy* 92:121–133.
- CHEREM, J. J., M. E. GRAIPEL, M. TORTATO, S. ALTHOFF, F. BRÜGGEMANN, J. MATOS, J. C. VOLTOLINI, ET AL. 2011. Mastofauna terrestre do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. *Biotemas* 24:73–84.
- CHIARELLO, A. G., L. P. COSTA, Y. L. R. LEITE, M. PASSAMANI, S. SICILIANO, E M. ZORTÉA. 2007. Os Mamíferos Ameaçados de Extinção no Estado do Espírito Santo. Pp. 29–39 in *Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção no Estado do Espírito Santo* (M. Passamani e S. L. Mendes, eds.). Instituto de Pesquisas da Mata Atlântica, Vitória, Brasil.
- CHIARELLO, A. G., L. M. S. AGUIAR, R. CERQUEIRA, F. R. MELO, F. H. G. RODRIGUES, E V. M. F. SILVA. 2008. Mamíferos Ameaçados de Extinção no Brasil. Pp. 680–874 in *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção* (A. B. M. Machado, G. M. Drummond, e A. P. Paglia, eds.). Vol. II. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF.
- COSTA, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30:71–86.
- COSTA, L. P., E J. L. PATTON. 2006. Diversidade e limites geográficos e sistemáticos de marsupiais brasileiros. Pp. 321–341 in *Os Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e evolução*. (N. C. Cáceres e E. L. A. Monteiro-Filho, eds.). Editora UFMS, Campo Grande, Brasil.
- COTT, H. B. 1940. *Adaptive Coloration in Animals*. Methuen, London, United Kingdom.
- DAVIS, D. E. 1947. Notes on the life histories of some Brazilian mammals. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia* 76:1–8.
- DEUTSCH, J. C. 1997. Colour diversification in Lake Malawi cichlids, evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:1–14.
- DIAS, I. M. G., F. C. ALMEIDA, G. AMATO, R. DESALLE, E C. G. FONSECA. 2010. Delineating geographic boundaries of the woolly mouse opossums, *Micoureus demerarae* and *Micoureus paraguayanus* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Conservation Genetics* 11:1579–1585.

- DIAS, I. R., T. T. MEDEIROS, M. SOLÉ, E B. V. S. PIMENTA. 2011. Amphibia, Anura, Hylidae, *Bokermannohyla lucianae* (Napoli and Pimenta, 2003): Distribution extension and geographic distribution map. Check List 7:108–109.
- DRUMMOND, A. J., E A. RAMBAUT. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. BMC Evolutionary Biology 7:214.
- EISENBERG, J. G., E K. H. REDFORD. 1999. Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics (Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil). Volume 3. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- EMLEN, D. J. 2000. Integrating development with evolution: a case study with beetle horns. Bioscience 50:403–418.
- EMMONS, L. H., E F. FEER. 1997. Neotropical rainforest mammals: A field guide. 2<sup>a</sup> ed. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- ENDLER, J. A. 1978. A predator's view of animal colour patterns. Evolutionary Biology 11:319–364.
- ENDLER, J. A. 1983. Natural and sexual selection on colour patterns in poeciliid fishes. Environmental Biology of Fishes 9:173–190.
- ENDLER, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. Biological Journal of the Linnean Society 41:315–352.
- FAIVOVICH, J., P. C. A. GARCIA, F. ANANIAS, L. LANARI, N. G. BASSO, E W. C. WHEELER. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 32:938–950.
- FAIVOVICH, J., C. F. B. HADDAD, P. C. A. GARCIA, D. R. FROST, J. A. CAMPBELL, E W. C. WHEELER. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. Bulletin of the American Museum of Natural History 294:1–240.
- FENTON, M. B. 1992. Pelage patterns and crypsis in roosting bats: *Taphozous mauritanus* and *Epomophorus* species. Koedoe 35:49–55.
- GARDNER, A. L. 1993. Order Didelphimorphia. Pp. 15–24 in Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference (D.E. Wilson e D.M. Reeder, eds.). 2<sup>a</sup> ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- GARDNER, A. L. 2005. Order Didelphimorphia. Pp. 15–24 in Mammal species of the world: A Taxonomic and Geographic Reference (D. E. Wilson e D. M. Reeder, eds.). 3<sup>a</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

- GARDNER, A. L. 2008. Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- GIARLA, T. C., R. S. VOSS, E S. H. JANSÁ. 2010. Species Limits and Phylogenetic Relationships in the Didelphid Marsupial Genus *Thylamys* Based on Mitochondrial DNA Sequences and Morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 346:1–67.
- GODFREY, D., J. N. LYTHGOE, E D. A. RUMBALL. 1987. Zebra stripes and tiger stripes: The spatial frequency distribution of the pattern compared to that of the background is significant in display and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 32:427–433.
- GOLDSCHMIDT, B., A. MOTA-MARINHO, C. ARAÚJO-LOPES, M. BRÜCK-GONÇALVES, D. MATOS-FASANO, M. RIBEIRO-ANDRADE, L. FERREIRA-NASCIMENTO, ET AL. 2009. Sexual dimorphism in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus* (Linnaeus, 1758) and *Saimiri ustus* (I. Geoffroy, 1844) (Primates, Cebidae). *Brazilian Journal of Biology* 69:171–174.
- GOMES, N. F. 1991. Revisão Sistemática do gênero *Monodelphis* (Didelphidae: Marsupialia). Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- GRAVÁN, C. P., E R. LAHOZ-BELTRA. 2004. Evolving morphogenetic fields in the zebra skin pattern based on Turing's morphogen hypothesis. *International Journal of Applied Mathematics and Computer Science* 3:351–361.
- GUINDON, S., J. F. DUFAYARD, V. LEFORT, M. ANISOMOVA, W. HORDIJK, E O. GASCUEL. 2010. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59:307–321.
- HEBERT, P. D. N., E. H. PENTON, J. M. BURNS, D. H. JANZEN, E W. HALLWACHS. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:14812–14817.
- HEDRICK, A V., E E. J. TEMELES. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4:136–138.
- HOEKSTRA, H. E., R. J. HIRSCCHMANN, R. A. BUNDEY, P. A. INSEL, E J. P. CROSSLAND. 2006. A single amino acid contributes to adaptive color pattern in beach mice. *Science* 313:101–104.

- JANSA, S., F. K. BARKER, E L. R. HEANEY. 2006. The pattern and timing of diversification of Philippine endemic rodents: evidence from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Systematic Biology* 55:73–88.
- 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.
- KLINGENBERG, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73:79–123.
- KLUGE, A., E R. E. STRAUSS. 1985. Ontogeny and systematics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 16:247–268.
- LARKIN, M. A., G. BLACKSHIELDS, N. P. BROWN, R. CHENNA, P. A. MCGETTIGAN, H. MCWILLIAN, F. VALENTIN, ET AL. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23:2947–2948.
- LE MOS, B., M. WEKSLER, E C. R. BONVICINO. 2000. The taxonomic status of *Monodelphis umbristriata* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalia* 64:329–337.
- LIBRADO, P., E J. ROZAS. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451–1452.
- LÓSS, S., L. P. COSTA, E Y. L. R. LEITE. 2011. Geographic variation, phylogeny and systematic status of *Gracilinanus microtarsus* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa* 2761:1–33.
- MANN, M. E., E M. E. CUMMINGS. 2012. Poison Frog Colors Are Honest Signals of Toxicity, Particularly for Bird Predators. *The American Naturalist* 179:E1–E14.
- MABEE, P. 2000. The usefulness of ontogeny in interpreting morphological characters. Pp. 84–114 in *Phylogenetic analysis of morphological data* (J. J. Wiens, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MCNAMARA, K. J. 1995. Sexual dimorphism: the role of heterochrony. Pp. 65–89 in *Evolutionary change and heterochrony* (J. McNamara, ed.). John Wiley and Sons, New York.
- MEIRA-NETO, J. A. A. 1997. Estudos florísticos, estruturais e ambientais nos estratos arbóreos e herbáceo-arbustivo de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. DE. 1936. Didelphia ou Mammalia-Ovovivipara. *Revista do Museu Paulista* 20:245–424.

- MITSAINAS, G. P., G. A. TRYFONOPOULOS, E. G. THANOU, R. BISA, S. E. FRAGUEDAKIS-TSOLIS, E B. P. CHONCROPOULOS. 2009. New data on the distribution of *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 (Rodentia, Muridae) and a distinct mtDNA lineage in the southern Balkans. *Mammalian Biology* 74:351–360.
- MORITZ, C., T. E. DOWLING, E W. M. BROWN. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:269–292.
- MUNDY, N. I., N. S. BADCOCK, T. HART, K. SCRIBNER, K. JANSSEN, E N. J. NADEAU. 2004. Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice. *Science* 303:1870–1873.
- NAPOLI, M. F., E B. V. S. PIMENTA. 2003. Nova espécie do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) do sul da Bahia, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos do Museu Nacional* 61:189–194.
- NEVES, A. S. 2010. Investigação sobre uma Zona de Sutura no Corredor Central da Mata Atlântica a partir da filogeografia de pequenos mamíferos. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Brasil.
- NITIKMAN, L. Z., E M. A. MARES. 1987. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Annals of the Carnegie Museum* 56:75–95.
- OLIVEIRA, E. V., E F. J. GOIN. 2006. Marsupiais do início do Terciário do Brasil: origem, irradiação e história biogeográfica. Pp. 299–320 in *Os Marsupiais do Brasil* (N. C. Cáceres e E. L. A. Monteiro-Filho, eds.). Editora UFMS, Campo Grande, Brasil.
- OLIVEIRA, J. A., M. L. LORINI, E V. G. PERSSON. 1992. Pelage variation in *Marmosa incana* (Didelphidae, Marsupialia) with notes on taxonomy. *Zeitschrift Säugetierkunde* 57:129–136.
- ORTOLANI, A. 1999. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:433–476.
- PARDIÑAS, U. F. J., G. D'ELLIA, S. CIRIGNOLI, E P. SUAREZ. 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy* 86:462–474.
- PATTON, J. L., S. F. REIS, E M. N. F. SILVA. 1996. Relationships among didelphid marsupials based on sequence variation in the mitochondrial cytochrome b gene. *Journal of Mammalian Evolution* 3:3–29.

- PATTON, J. L., E L. P. COSTA. 2003. Molecular phylogeography and species limits in rainforest didelphid marsupials of South America. Pp. 63–81 in *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials* (M. Jones, C. E. Dickman e M. Archer, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- PAVAN, S. E., R. V. ROSSI, E H. SCHNEIDER. 2012. Species diversity in the *Monodelphis breviceaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165:190–223.
- PELLEGRINO, K. C. M., M. T. RODRIGUES, A. N. WAITE, M. MORANDO, Y. YASSUDA, E J. W. SITES. 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincide with the rivers systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of Linnean Society* 85:13–26.
- PERCEQUILLO, A. R., P. R. GONÇALVES, E J. A. OLIVEIRA. 2004. The rediscovery of *Rhagomys rufescens* (Thomas, 1886), with a morphological redescription and comments on its systematic relationships based on morphological and molecular (cytochrome b) characters. *Mammalian Biology* 69:238–257.
- PERCEQUILLO, A. R., M. WEKSLER, E L. P. COSTA. 2011. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae, Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:357–390.
- PINE, R. H. 1976. *Monodelphis umbristriata* (A. de Miranda-Ribeiro) is a distinct species of opossum. *Journal of Mammalogy* 57:785–787.
- PINE, R. H. 1977. *Monodelphis iheringi* (Thomas) is a recognizable species of Brazilian opossum (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia* 41:235–237.
- PINE, R. H., P. L. DALBY, E J. O. MATSON. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of the Carnegie Museum* 54:195–231.
- PINE, R. H., E C. O. HANDLEY. 2008. Genus *Monodelphis* Burnett, 1830. Pp. 82–107 in *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (A. Gardner, ed.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- POUGH, F. H., C. M. JANIS, E J. B. HEISER. 2008. *A vida dos vertebrados*. 4ª ed. Atheneu, São Paulo, Brasil.

- POSADA, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25:1253–1256.
- REILLY, S. M., E. O. WILEY, E. D. J. MEINHARDT. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:119–143.
- REYNOLDS, J. D., N. B. GOODWIN, E. R. P. FRECKLETON. 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357:269–281.
- RIBAS, C. C., R. G. MOYLE, C. Y. MIYAKI, E. J. CRACRAFT. 2007. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in *Pionus* parrots. *Proceedings of the Royal Society B* 274:2399–2408.
- ROCHA, M. F., M. PASSAMANI, E. J. LOUZADA. 2011. A Small Mammal Community in a Forest Fragment, Vegetation Corridor and Coffee Matrix System in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One* 6:1–8.
- ROSSI, R., E. G. V. BIANCONI. 2011. Ordem Didelphimorphia. Pp. 52–58 in *Mamíferos do Brasil* (N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro e I. P. Lima, eds.). 2<sup>a</sup> ed. N. R. Reis, Londrina, Brasil.
- ROWLAND, W. J. 1979. The use of color in intraspecific communication. Pp. 379–421 in *The Behavioral Significance of Color* (E. H. Burtt, Jr., ed.). Garland STPM Press, New York.
- SCHIAVETTI, A., H. T. OLIVEIRA, A. S. LINS, E. P. S. SANTOS. 2010. Analysis of private natural heritage reserves as a conservation strategy for the biodiversity of the cocoa region of the southern State of Bahia, Brazil. *Revista Árvore* 34:699–711.
- SEARLE, A. G. 1968. *Comparative Genetics of Coat Color in Mammals*. Logos Press, London, United Kingdom.
- SEKIAMA, M. L., I. P. LIMA, E. V. J. ROCHA. 2011. Ordem Perissodactyla. Pp. 289–292 in *Mamíferos do Brasil* (N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro e I. P. Lima, eds.). 2<sup>a</sup> ed. N. R. Reis, Londrina, Brasil.
- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64:419–461.
- SMITH, M. F., E. J. L. PATTON. 1993. Diversification of South American muroid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the Akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149–177.

- SOLARI, S. 2004. A new species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from southeastern Peru. *Mammalian Biology* 69:145–152.
- SOLARI, S. 2007. New species of *Monodelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) from Peru, with notes on *M. adusta* (Thomas, 1897). *Journal of Mammalogy* 88:319–329.
- SOLARI, S. 2010. A molecular perspective on the diversification of short-tailed opossums (*Monodelphis*: Didelphidae). *Mastozoología Neotropical* 17:317–333.
- SOLARI, S., V. PACHECO, E. VIVAR, E L. H. EMMONS. 2012. A new species of *Monodelphis* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae) from the montane forests of central Perú. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 125:295–307.
- STEPPAN, S. J., R. M. ADKINS, E J. ANDERSON. 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* 53:533–553.
- STEPPAN, S. J., R. M. ADKINS, P. Q. SPINKS, E C. HALE. 2005. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:370–388.
- STEVENS, M., E S. MERILAITA. 2011. *Animal Camouflage: Mechanisms and Function*. Cambridge University Press, New York.
- STUART, B. L., R. F. INGER, E H. K. VORIS. 2006. High level of cryptic species diversity revealed by sympatric lineages of Southeast Asian forest frogs. *Biology Letters* 2:470–474.
- TALAMONI, S. A., E M. A. C. ASSIS. 2009. Feeding habit of the Brazilian tapir, *Tapirus terrestris* (Perissodactyla: Tapiridae) in a vegetation transition zone in south-eastern Brazil. *Zoologia* 26:251–254.
- TAMURA, K., D. PETERSON, N. PETERSON, G. STECHER, M. NEI, E S. KUMAR. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731–2739.
- TAYLOR, P. J., S. MAREE, J. VAN SANDWYK, J. C. KERBIS PETERHANS, W. T. STANLEY, E. VERHEYEN, P. KALIBA, ET AL. 2009. Speciation mirrors geomorphology and palaeoclimatic history in African laminatetoothed rats (Muridae: Otomyini) of the *Otomys denti* and *O. lacustris* species-complexes in the ‘Montane Circle’ of East Africa. *Biological Journal of the Linnean Society* 96:913–941.

- THOMAS, O. 1888. Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collection of the British Museum (Natural History). Taylor and Francis, London, United Kingdom.
- THOMAS, O. 1921. A new short-tailed opossum from Brazil. *The Annals and Magazine of Natural History* 8:441–442.
- TOBIAS, J. A., E N. SEDDON. 2009. Sexual selection and ecological generalism are correlated in antbirds. *Journal of Evolutionary Biology* 22:623–636.
- TONINI, J. F. R., L. M. CARÃO, I. S. PINTO, J. L. GASPARINI, Y. L. R. LEITE, E L. P. COSTA. 2010. Non-volant tetrapods from Reserva Biológica de Duas Bocas, state of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 10:339–351.
- TURMELLE, A. S., T. H. KUNS, E M. D. SORENSON. 2011. A tale of two genomes: contrasting patterns of phylogeographic structure in a widely distributed bat. *Molecular Ecology* 20:357–375.
- UMETSU, F., L. NAXARA, E R. PARDINI. 2006. Evaluating the efficiency of pitfall traps for sampling small mammals in the Neotropics. *Journal of Mammalogy* 87:757–765.
- VAUGHAN, T. A. 1986. *Mammology*. 3<sup>a</sup> ed. North Arizona University, Flagstaff, Arizona.
- VELOSO, H. P.; A. L. T. RANGEL FILHO, E J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- VIEIRA, C. L. G. C. 2006. Sistemática do Jupati *Metachirus* Burmeister, 1854 (Mammalia: Didelphimorphia). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil.
- VIEIRA, C. O. DA C. 1950. Xenartros e marsupiais do estado de São Paulo. *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo* 7:325–362.
- VILLALPANDO, G., J. VARGAS, E J. SALAZAR-BRAVO. 2006. First record of *Rhagomys* (Mammalia: Sigmodontinae) in Bolivia. *Mastozoologia Neotropical* 13:143–149.
- VILELA, J. F., C. A. M. RUSSO, E J. A. OLIVEIRA. 2010. An assessment of morphometric and molecular variation in *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) (Didelphimorphia: Didelphidae). *Zootaxa* 2646:26–42.
- VOSS, R. S., D. P. LUNDE, E N. B. SIMMONS. 2001. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical rainforest fauna. Part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 263:32–36.

- VOSS, R. S., E S. JANSA. 2009. Classification of Didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 322:1–178.
- WILSON, A. C., R. L. CANN, S. M. CARR, M. GEORGE, U. B. GYLLENSTEIN, K. M. HELM-BYCHOWSKI, R. G. HIGUCHI, ET AL. 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society* 26:375–400.
- WILLOWS-MUNRO, S, E C. A. MATTHEE. 2009. The evolution of the southern African members of the shrew genus *Myosorex*: understanding the origin and diversification of a morphologically cryptic group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51:394–398.

## ANEXO I

**CARÁTER 1.** Coloração da pelagem dorsal: excetuando-se a região das listras, os pêlos dorsais de *M. iheringi*, a maioria das fêmeas e todos os jovens e subadultos de *M. americana* são amarelados, enquanto que machos adultos de *M. americana* possuem de cor avermelhada.

**CARÁTER 2.** Coloração da pelagem ventral: a coloração acinzentada da base dos pêlos ventrais é comum a todos os indivíduos observados, enquanto a coloração da extremidade do pelo é variável. Os espécimes identificados como *M. iheringi* apresentam cor castanha. Já em *M. americana* observa-se um polimorfismo para esse caráter, o que está associado com a idade. Jovens e subadultos em geral apresentam têm a extremidade esbranquiçada e adultos apresentam a condição amarelada.

**CARÁTER 3.** Conspicuidade das 3 listras dorsais: *M. iheringi* apresenta listras dorsais bem evidentes em todos os exemplares; porém há uma variação no realce destas em *M. americana*. Há uma tendência de perda gradual das listras nos machos de acordo com o avanço da idade e a aquisição de uma pelagem dorsal fortemente avermelhada, sendo que este padrão é equívoco para as fêmeas, que sempre são listradas.

**CARÁTER 4.** Espessura das listras dorsais: a espessura é aqui definida em relação à largura da porção mediana das listras. Indivíduos com listras espessas possuem-nas inicialmente finas, que se alargam em direção à cauda. Exemplares com listras delgadas possuem-nas finas, de largura constante, ao longo de toda a sua extensão. Dentre os indivíduos listrados, a maior porção tem-nas de forma espessa, que é o padrão predominante tanto em *M. iheringi* quanto em *M. americana*. Todavia, observa-se que isto é típico de indivíduos adultos, não sendo observado em jovens e subadultos, que possuem listras delgadas.

**CARÁTER 5.** Coloração dos pêlos das listras: *M. iheringi* apresenta pêlos de base e ponta pretas, o que também é válido para fêmeas, jovens e subadultos de *M. americana*, enquanto que machos desta última possuem pêlos com base negra e ponta avermelhada da classe 5 em diante.

**CARÁTER 6.** Extensão da listra mediana dorsal: para os espécimes listrados, foi visto que *M. americana* apresenta a listra mediana cobrindo da base da cauda até o focinho, sendo que esta se torna um tanto escassa na região rostral, mas é visível no focinho. Em *M.*

*iheringi*, a listra do meio também prorroga-se da base da cauda até o focinho, mas é muito tênue a partir da altura dos olhos, tornando-se quase imperceptível.

**CARÁTER 7.** Coloração do rosto: em *M. iheringi*, os pêlos esparsos que recobrem a área rostral têm tom marcadamente amarelado, enquanto em ambos os sexos de *M. americana*, a coloração aproxima-se mais do vermelho.

**CARÁTER 8.** Coloração dos pêlos atrás da orelha: machos adultos de *M. americana* apresentam pêlos de cor vermelho vivo, enquanto todos os demais exemplares, incluindo *M. iheringi*, têm pêlos amarelados.

**CARÁTER 9.** Coloração dos pêlos dorsais das patas dianteiras: a cobertura das patas de *M. iheringi* é delineada por pêlos amarelados, ao passo que *M. americana* tem pêlos castanho-avermelhados.

**CARÁTER 10.** Evidência de processos pós-orbitais: este caráter está ligado ao sexo e idade dos espécimes, sendo que apenas machos adultos de *M. americana* apresentam processos pós-orbitais bem desenvolvidos como extensões alares nas cristas supraorbitais. Entretanto, em fêmeas e jovens de *M. americana* e em todos os exemplares de *M. iheringi* estas projeções inexistem.

**CARÁTER 11.** Formato da região interorbital: em fêmeas e subadultos machos de *M. americana*, assim como em *M. iheringi*, a região interorbital apresenta-se de forma reta, enquanto que machos velhos de *M. americana* têm um estreitamento na região posterior do frontal, causado pela presença dos processos pós-orbitais bem desenvolvidos.

**CARÁTER 12.** Evidência da crista lambdoidal: Em *M. americana*, este caráter está relacionado à idade do indivíduo, em que fêmeas e machos subadultos têm a crista lambdoidal pouco perceptível, enquanto que machos adultos possuem-na bem visível. Para *M. iheringi*, este traço é indistinto ou pouco visível, independente da idade.

**CARÁTER 13.** Achatamento dorso-ventral do crânio: esse é indubitavelmente o caráter morfológico de mais fácil visualização para a diagnose e separação das espécies. Espécimes de *M. iheringi* apresentam achatamento pronunciado no crânio, formando uma superfície quase totalmente plana na região da abóbada craniana. Já *M. americana* tem um crânio menos achatado e uma caixa craniana mais arredondada e elevada, sendo muito distinta da condição exibida por *M. iheringi*.

**CARÁTER 14.** Relação entre tamanho do primeiro pré-molar superior ( $P^1$ ) e canino superior: para a análise desse caráter, apenas indivíduos das classes 6 e 7 foram levados em consideração, pelo fato de já possuírem sua dentição permanente completamente formada. Em *M. iheringi*,  $P^1$  é igual ou maior que  $\frac{1}{3}$  do comprimento do canino, o que é

equivalente também para fêmeas de *M. americana*. Machos de *M. americana* mostram a condição inversa, com P<sup>1</sup> menor que 1/3 do canino superior.

## APÊNDICE I

Localidades de coleta das espécies de listras estão numeradas em negrito. Para as espécies de listras, a numeração está de acordo com os mapas (Fig. 1–3). Os Estados estão listados em negrito e letras maiúsculas, seguidos por municípios em negrito, com localidades específicas, latitude e longitude. Números de identificação (números de museu ou de coletor) estão listados entre parênteses. Números de espécimes sublinhados correspondem aos utilizados nas análises moleculares. Indivíduos para os quais se tem apenas sequências de DNA estão em itálico. Holótipos ou topótipos examinados estão marcados com (\*). Para siglas de museus e coletores, ver texto.

\*localizado no MN/UFRJ

\*\*localizados no Laboratório de Diversidade e Conservação de Mamíferos da USP

\*\*\*localizados no MZUSP

\*\*\*\*localizados no Laboratório de Vertebrados da Universidade Federal do Rio de Janeiro

*Monodelphis americana/Monodelphis umbristriata*.—[“Nordeste”] **PERNAMBUCO (PE): Paudalho: 1.** Centro de Instrução Marechal Newton Cavalcanti, Mata do Açude, 7°50'38.4"S 35°6'7.3"W (*PHA* 545, 550). **Caruaru: 2.** Fazenda Caruaru, 8°22'9"S 36°5'W (MN 24544). **Jaqueira: 3.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Frei Caneca, Usina Colônia, 8°43'17.6"S 35°50'37.1"W (*PHA* 467, 470). **SERGIPE (SE): Cristinápolis: 4.** Fazenda Cruzeiro, 13 km SSL de Cristinápolis, 10°29'S 37°46'W (MN 30553-55). **BAHIA (BA): Wenceslau Guimarães: 5.** Estação Ecológica de Wenceslau Guimarães, 13°34'40.2"S 39°42'47.3"W (*MTR* 22034, 22215). **Itamari: 6.** Fazenda Alto São Roque, 13°51'S 39°40'W (UFMG 2081). **Itacaré: 7.** Fazenda Capitão, 14°20'37.19"S 39°5'13.1"W (RM 245-47). **Ilhéus: 8.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Salto Apepique, 14°29'23"S 39°8'10"W (CC 20); **9.** Fazenda Santa Maria, 14°42'30.8"S 39°19'W (MN 70051, 70054); **10.** Fazenda Pirataquissé, 14°48'S 39°7'W (MN 11485, 11492, 11179); **11.** Ilhéus, 14°49'S 39°1'60"W (MN 11075, 11483, 11498, 11505, 11524, 20976). **Una: 12.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Ecoparque de Una, 15°14'S 39°23'W (UFMG 2003-05, 2082); **13.** Fazenda Bolandeira, 15°21'S 39°0'W (UFMG 2006; *RM* 45). **Canavieiras: 14.** Fazenda Santa Clara, 15°34'13"S 39°4'27"W (CC 34). **Camacan: 15.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra Bonita, 15°23'S 39°33'W (*FVG* 161); **16.** Gasoduto Cacimbas – Caitu/Petrobrás,

15°24'51"S 39°30'3"W (UFES 1556; CM 3243, 3244). [“Prado-BA”] **Prado: 17.** Parque Nacional do Descobrimento, 17°5'6"S 39°15'42"W (RM 331, 364). [“Norte do ES”] **Itamaraju: 18.** Itamaraju, 17°4'S 39°31'60"W (T 103, 105). **ESPÍRITO SANTO (ES): Pinheiros: 19.** Reserva Biológica Córrego do Veado, 18°22'14"S 40°8'30"W (UFES 2183-86, 2187, 2188, 2208-10, 2211, 2212; LGA 2615, 2678). **Vila Valério: 20.** Sítio Benincá, 18°58'S 40°27'W (UFES 2213). **Sooretama: 21.** Reserva Biológica de Sooretama, 19°3'20"S 40°8'50.1"W (UFES 2038, 2039). **Linhares: 22.** Reserva Natural da Vale, 19°7'52"S 40°0'52"W (UFES 2058; TAX 21, 24); **23.** Lagoa Juparanã, 19°19'S 40°5'W (MN 1307). **Governador Lindenberg: 24.** Governador Lindenberg, 19°15'10.72"S 40°27'47.23"W (UFES 932). **Colatina: 25.** Colatina, 19°32'S 40°37'W (LGA 632). [“Centro-Sul do ES”] **Santa Teresa: 26.** Reserva Biológica Augusto Ruschi, 19°55'S 40°34'W (MBML 2704, 2710); **27.** Parque Municipal de São Lourenço, 19°55'S 40°37'W (MBML 2869); **28.** Sítio Recanto da Preguiça, 19°57'36"S 40°31'12"W (UFES 1595, 1599, 1604). **Cariacica: 29.** Alto Alegre, Reserva Biológica de Duas Bocas, 20°16'52"S 40°31'19"W (UFES 426-32, 433, 502, 503, 504-08, 510, 511, 514, 515, 517-22, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531-35, 536, 537-543, 544, 545; *RBDB* 49, 70, 73, 81, 83, 85, 88-91, 95, 96, 98, 101, 103-105). **Viana: 30.** Povoação, 20°22'44"S 40°28'31"W (UFES 829); **31.** Fazenda Boa Baixa, 20°23'20"S 40°27'41"W (UFES 757). **Alfredo Chaves: 32.** Matilde, Reserva Particular do Patrimônio Natural Oiutrem, 20°33'S 40°48'W (UFES 1984). **Castelo: 33.** Parque Estadual do Forno Grande, 20°28'39"S 41°9'58"W (MBML 2553). **Guarapari: 34.** Guarapari, 40°30'S 20°40'12"W (MBML 2310, 3023). **Anchieta: 35.** Ubu, Samarco, 20°47'13"S 40°34'45"W (MBML 2304). **Piúma: 36.** Monte Aghá, 20°50'S 40°41'W (MBML 195). **MINAS GERAIS (MG): Viçosa: 37.** Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, 20°48'S 42°51'W (CM 191, 409, 865, 1785, 2317, 2326, 2368, 2455, 2612, 2629, 2639, 2793, 2831, 3329, 3330, 3498, 3511; GL 716, 861, 895); [“Centro-Leste”] **38.** Universidade Federal de Viçosa, 20°44'45"S 42°50'40"W (CM 2474, 2479, 2984). **Caratinga: 39.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala, 19°43'S 41°49'W (MBML 2341; UFMG 1217). **Santa Bárbara: 40.** Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Peti, 19°53'57"S 43°22'7"W (UFMG 1435); **41.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça, 20°4'60"S 43°30'W (UFMG 1930). **Mariana: 42.** Mariana, 20°22'48"S 43°25'12"W (MZUSP 2139). **Ouro Branco: 43.** Ouro Branco, 20°29'46.36"S 43°37'23.97"W (CAC 93, 94, 123, 139, 152, 174, 247-49, 252; DFDR 28; 45M, 50M-

52M, 102M, 142M, 144M, 146M-148M, 316M, 320M, 321M; *brinco* 178, 181). **Santo Antônio do Amparo: 44.** Santo Antônio do Amparo, 20°55'13.5"S 44°51'15.2"W (MP 345, 347). **Passos: 45.** Passos, 20°43'12"S 46°37'12"W (MN 11728, 20971-74). **Lambari: 46.** Parque Estadual Nova Baden, 21°56'15"S 45°19'23"W (CM 2575). **Minduri: 47.** Mata Triste, 21°39'S 44°36'W (MP 97, 106, 113, 116, 120). **Além Paraíba: 48.** Fazenda São Geraldo, 21°52'S 42°40'60"W (MN 7568); **49.** Porto Novo, 21°53'12"S 42°42'6"W (MN 7312); **50.** Fazenda Cachoeirão, 21°54'56"S 42°52'41"W (SIMP 18\*). **GOIÁS (GO): Alto Paraíso: 51.** Parque Nacional Chapada dos Veadeiros, 10 km de Veadeiros, 14°1'S 47°31'W (MN 46570). **Veadeiros: 52.** Veadeiros, 14°7'S 47°31'W (MN 1313\*, 1314\*). **RIO DE JANEIRO (RJ): Comendador Levy Gasparian: 53.** Fazenda Amazonas, 22°2'30"S 43°11'30"W (MN 43899, 43900). **Cambuci: 54.** Cambuci, 21°34'S 41°55'W (MN 71941). **Sumidouro: 55.** Sumidouro, 22°3'S 42°40'60"W (MN 66070, 66072). **Nova Friburgo: 56.** Nova Friburgo, 22°16'12"S 42°31'48"W (MN 68121). **Silva Jardim: 57.** Reserva Biológica de Poço das Antas, 22°31'S 42°17'W (UFMG 1588). **Cachoeiras de Macacu: 58.** Subaio, Guapiaçu, Reserva Ecológica do Guapiaçu, 22°27'S 42°46'W (MN 71793, 71816, 71830). **Guapimirim: 59.** Centro de Primatologia do Estado do Rio de Janeiro, 22°29'18"S 42°54'53"W (MN 71794). **Teresópolis: 60.** Fazenda Boa Fé, 22°25'59"S 42°58'59"W (MN 7250). **Petrópolis: 61.** Petrópolis, 22°30'36"S 43°10'48"W (MN 10209). **Rio de Janeiro: 62.** Santa Teresa, Corcovado, 22°57'S 43°12'40"W (MN 24546); **63.** Tijuca, Trapicheiro, 22°56'11"S 43°14"W (MN 10305); **64.** Jacarepaguá, Represa Covanca, 22°54'50"S 43°19'60"W (MN 24545); **65.** Parque Estadual Pedra Branca, Colônia Juliano Moreira, 22°56'S 43°24'W (MN 66077). **Mangaratiba: 66.** Restinga de Marambaia, 23°4'44"S 43°60'W (MN 1308); **67.** Fazenda Bom Jardim, 22°55'12.1"S 44°6'32.3"W (MN 73745-50). **Ilha Grande: 68.** Praia Vermelha, 23°9'44"S 44°21'W (MN 24400). **Itatiaia: 69.** Parque Nacional do Itatiaia, 22°20'S 44°39'W (MZUSP 11695). **SÃO PAULO (SP): São Luiz do Paraitinga: 70.** Fragmento Matilde, 23°10'18"S 45°17'30"W (ZUEC 2452); **71.** Fragmento Pantheon, 23°12'30"S 45°16'39"W (ZUEC 2453). **Ubatuba: 72.** Ubatuba, 23°25'48"S 45°4'12"W (MZUSP 1855); **73.** Praia do Puruba, 23°25'49"S 45°4'11"W (ZUEC 2000). **Paraibuna: 74.** Paraibuna, 23°22'48"S 45°39'W (MN 10988). **São Paulo: 75.** Ipiranga, 23°36'S 46°37'12"W (MZUSP 1185). **Cotia: 76.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°42'17"S 46°57'20"W (B\*\* 120, 356, 737, 799); **77.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°45'54"S 47°0'36"W (109\*, 262\*); **78.** Caucaia do Alto, 23°45'4"S

47°0'26"W (CCAMPO 05\*\*; 736\*\*, 809\*\*, 1422\*\*, 1423\*\*). **Juquitiba: 79.** Juquitiba, 23°55'48"S 47°4'12"W (MZUSP 33097). **Piedade: 80.** Piedade, 23°52'27.67"S 47°23'3.41"W (MZUSP 118, 31135, 34165). **Iperó: 81.** Floresta Nacional de Ipanema, 23°26'S 47°38'19"W (APC 1702, 1755, 1797, 1809, 1827-29, 1840, 1848, 1851, 1852, 1858, 1866, 1869, 1899, 1940). **PARANÁ (PR): Telêmaco Borba: 82.** Fazenda Monte Alegre, 24°12'42"S 50°33'26"W (MN 68215, 68228). **Localidade desconhecida:** (CM 2364, 2635; ES 1323\*\* ; LN MONO\*\*).

*Monodelphis iheringi*.—**ESPÍRITO SANTO (ES): Santa Teresa: 1.** Alto Santo Antônio, Sítio Valsilvestre, 19°52'S 40°31'W (MBML 2131); **2.** Parque Municipal de São Lourenço, 19°55'S 40°37'W (MBML 2346). **Cariacica: 3.** Alto Alegre, Reserva Biológica de Duas Bocas, 20°16'52"S 40°31'19"W (UFES 509, 512, 513, 516; *RBDB 86*). **Alfredo Chaves: 4.** Matilde, Reserva Particular do Patrimônio Natural Oitrem, 20°33'S 40°48'W (UFES 1983). **Ibitirama: 5.** Parque Nacional do Caparaó, Posto Santa Marta, 20°29'50"S 41°42'11"W 935m (UFES 981). **RIO DE JANEIRO (RJ): Santa Maria Madalena: 6.** Parque Estadual do Desengano, 22°0'S 42°0'W (MN 71935). **Cachoeiras de Macacu: 7.** Parque Estadual dos Três Picos, 22°27'S 42°39'W (MN 71947); **8.** Subaio, Guapiaçu, Reserva Ecológica do Guapiaçu, 22°27'S 42°46'W (MN 71814, 71795). **Parati: 9.** Pedra Branca, 23°13'S 44°43'W (MN 6221, 8203). **SÃO PAULO (SP): Bananal: 10.** Estação Ecológica de Bananal, 22°48'S 44°22'W (MZUSP 32522). **Ubatuba: 11.** Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Casa da Farinha, 23°20'S 44°50'W (MN 69875). **São Luiz do Paraitinga: 12.** Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Base Itamambuca, 23°30'S 45°9'W (*MON SV PM B42*). **Natividade da Serra: 13.** Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Base Vargem Grande, 23°26'S 45°15'W (*AME VG 083*; *MON VG PH B14*). **São Bernardo do Campo: 14.** Riacho Grande, 23°48'S 46°34'59"W (MZUSP 30638). **Cotia: 15.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°45'54"S 47°0'36"W (172\*). **Piedade: 16.** Piedade, 23°57'37"S 47°22'57"W (MZUSP 34652); **17.** Piedade, 23°56'52"S 47°23'44"W (MZUSP 34083); **18.** Piedade, 23°57'15"S 47°24'32"W (MZUSP 34113); **19.** Piedade, 23°50'40"S 47°27'5"W (MZUSP 34084). **Capão Bonito: 20.** Capão Bonito, 24°10'57"S 48°14'20"W (MZUSP 34073, 34078). **Ribeirão Grande: 21.** Ribeirão, 24°13'23"S 48°23'44"W (MZUSP 34111, 34173). **Iguape: 22.** Iguape, 24°43'S 47°33'W (MZUSP 1517). **SANTA CATARINA (SC): Joinville: 23.** Joinville, 26°18'S 48°49'59"W (MZUSP 3421). **Ibirama: 24.** Colonia

Hansa, 27°3'25"S 49°31'04"W (MZUSP 847). **RIO GRANDE DO SUL (RS): 25.** Taquara 29°38'60"S 50°46'60"W (foto - BMNH 1882.9.30.43<sup>•</sup>). **Localidade desconhecida:** (MN 73751; MZUSP 32519-21, 32523, 32524, 32839, 32848; EEB<sup>\*\*\*</sup> 528, 606, 757).

*Monodelphis scalops/Monodelphis theresa.*—**ESPÍRITO SANTO (ES): Santa Teresa: 1.** Reserva Biológica Augusto Ruschi, 19°55'S 40°34'W (MBML 326); **2.** Santa Teresa, 19°55'S 40°36'W (MBML 59, 102; MN 59108). **Ibitirama: 3.** Parque Nacional do Caparaó, Posto Santa Marta, 20°29'50"S 41°42'11"W 935m (UFES 982; LGA 1236). **MINAS GERAIS (MG): 4.** Minas Gerais, 17°55'S 43°46'59"W (B 853<sup>\*</sup>). **Simonésia: 5.** Reserva Particular do Patrimônio Natural Estação Biológica da Mata do Sossego, 20°4'19"S 42°4'10"W (UFMG 2251). **Pedra Bonita: 6.** Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Fazenda Brigadeiro, 20°33'S 42°19'60"W (CM 547, 1601, 1602, 1922, 3359, 3370). **Araponga: 7.** Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Fazenda da Neblina, 20°42'S 42°19'W (CM 1106, 1194, 1206, 1592); **8.** Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, 20°40'S 42°31'59"W (CM 1282). **Viçosa: 9.** Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso, 20°48'S 42°51'W (CM 2313, 2331). **Além Paraíba: 10.** Fazenda São Geraldo, 21°52'S 42°40'59"W (MN 7569, 7571). **Minduri: 11.** Mata Triste, 21°39'S 44°36'W (MP 123). **RIO DE JANEIRO (RJ): Teresópolis: 12.** Teresópolis, 22°26'S 42°59"W (foto - pele: BMNH 1851.7.21.23<sup>•</sup>/crânio: BMNH 1851.8.30.10<sup>•</sup>; MN 1309<sup>•</sup>, 1310<sup>•</sup>); **13.** Fazenda Boa Fé, 22°26'S 42°59'W (MN 7233, 7249); **14.** Fazenda Carlos Guinle, 22°26'S 42°59'W (MN 7248); **15.** Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 22°26'S 43°0'W (FS 10-82<sup>\*\*\*\*</sup>); **16.** Serra dos Órgãos, 22°26'S 43°0'W (foto - BMNH 1921.8.6.2<sup>•</sup>). **Ilha Grande: 17.** Ilha Grande, 23°10'S 44°16'59"W (MZUSP 1979). **Parati: 18.** Pedra Branca, 23°13'S 44°43'W (MN 6102). **SÃO PAULO (SP): São Luiz do Paraitinga: 19.** São Luiz do Paraitinga, 23°13'60"S 45°19'60"W (ZUEC 2448). **São Sebastião: 20.** São Sebastião, 23°48'S 45°25'W (MZUSP 1528). **São Bernardo do Campo: 21.** Riacho Grande, 23°48'S 46°34'59"W (MZUSP 30702, 30712). **Cotia: 22.** Cotia, 23°37'S 46°55'59"W (L<sup>\*</sup> 125, 196, 198); **23.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°45'54"S 47°0'36"W (B 319<sup>\*</sup>); **24.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°44'41"S 46°59'50"W (B 337<sup>\*</sup>); **25.** Reserva Florestal do Morro Grande, 23°45'46"S 46°59'56"W (356<sup>\*</sup>, 413<sup>\*</sup>, 414<sup>\*</sup>, 1544<sup>\*</sup>); **26.** Caucaia do Alto, 23°45'4"S 47°0'26"W (CCAMPO 02<sup>\*</sup>). **Piedade: 27.** Piedade, 23°50'40"S 47°27'5"W (MZUSP 34080, 34089, 34101, 34102, 34104, 31135, 34171);

**28.** Piedade, 23°49'58"S 47°26'44"W (MZUSP 33880, 33882, 34086, 34087, 34163, 34164); **29.** Piedade, 23°52'28"S 47°23'3"W (MZUSP 34094, 34165); **30.** Piedade, 23°51'27"S 47°25'20"W (MZUSP 34107; AB 596<sup>\*</sup>); **31.** Piedade, 23°53'35"S 47°28'42"W (MZUSP 34105); **32.** Piedade, 23°52'10"S 47°26'38"W (MZUSP 34108, 34174, 34181); **33.** Piedade, 23°56'7"S 47°23'48"W (MZUSP 34095); **34.** Piedade, 23°51'07"S 47°27'41"W (39<sup>\*</sup>, 1470<sup>\*</sup>; MZUSP 34093, 34112). **Tapiraí:** **35.** Tapiraí, 23°54'29"S 47°27'15"W (MZUSP 34074, 34079, 34085, 34106, 34166, 34172); **36.** Tapiraí, 23°54'45"S 47°28'40"W (MZUSP 33883, 34092, 34110, 34182); **37.** Tapiraí, 23°54'13"S 47°27'58"W (MZUSP 34090). **São Miguel Arcanjo:** **38.** Parque Estadual Carlos Botelho, 24°4'1"S 47°59'33"W (UFES 2214). **Capão Bonito:** **39.** Fazenda Intervales, 24°S 48°20'24"W (ZUEC 2284); **40.** Capão Bonito, 24°10'57"S 48°14'20"W (MZUSP 33881, 34075-77, 34162). **Ribeirão Grande:** **41.** Ribeirão Grande, 24°13'17"S 48°22'17"W (MZUSP 34167); **42.** Ribeirão Grande, 24°13'42"S 48°23'19"W (MZUSP 34096, 34098); **43.** Ribeirão Grande, 24°13'25"S 48°21'59"W (MZUSP 34100, 34168); **44.** Ribeirão Grande, 24°13'23"S 48°23'44"W (MZUSP 34088, 34099, 34169, 34175, 34176, 34178-80); **45.** Ribeirão Grande, 24°13'48"S 48°22'38"W (MZUSP 34170); **46.** Ribeirão Grande, 24°13'47"S 48°23'25"W (MZUSP 34177).

*Monodelphis domestica*.—**MINAS GERAIS (MG): Ouro Branco:** **1.** Ouro Branco, 20°29'43.16"S 43°36'26.71"W (CAC 192, 241). **Belo Horizonte:** **2.** Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais, 19°55'15"S 43°56'16"W (UFMG 906). **Itinga:** **3.** Torre da Telemig, 16°34'S 41°47'W (UFMG 1463). **Mateus Leme:** **4.** Área de Proteção Especial de Serra Azul, 19°59'11"S 44°25'40"W (UFMG 1495). **Perdizes:** **5.** Cerrado do João Alonso, 19°21'10"S 47°17'34"W (UFMG 1760, 1761). **Brasilândia de Minas:** **6.** Fazenda Brejão, 17°1'43"S 45°54'6"W (UFMG 2387). **Bocaiúva:** **7.** Distrito Carne Seca, 17°23'32"S 43°54'25"W (UFMG 2439). **TOCANTINS (TO): Pequiizeiro:** **8.** Pequiizeiro, 8°35'23"S 48°55'34"W (*PQ 10*).

*Monodelphis kunsi*.—**PARÁ (PA): Marabá:** **1.** Margem direita do Córrego Urucum, 5°22'S 49°7'W (LFBM 202). **MATO GROSSO (MT): Porto Estrela:** **2.** Porto Estrela, 15°19'S 57°13'W (*LGA 771*). **MATO GROSSO DO SUL (MS): Corumbá:** **3.** Mineração Rio Tinto, 19°13'3"S 57°33'23"W (RM 318, 319, 324, 340). **MINAS GERAIS (MG): Nova Ponte:** **4.** Unidade Ambiental Jacob, 19°9'9"S 47°40'29"W (UFMG 1965).

*Monodelphis glirina*.—**PARÁ (PA): Carajás: 1.** Carajás, 2°56'31.75"S 51°49'33.30"W (UFES 1841, 1850-52, 1856, 1861, 1862, 1867-72). **MATO GROSSO (MT): Alta Floresta: 2.** Reserva Ecológica Cristalino, 9°35'49"S 55°55'49"W (UFMG 2653; *CTA 1518*).

## APÊNDICE II

Sequências retiradas do Genbank ou cedidas por James L. Patton (MVZ):

*Monodelphis americana*.—HM 998565, GU112925-33

*Monodelphis adusta*.—HM998563

*Monodelphis arlindoi*.—HQ454148

*Monodelphis brevicaudata*.—AJ606460

*Monodelphis dimidiata*.—HQ651777-78

*Monodelphis domestica*.—X70673, EF154205, AJ508398, MVZ197457

*Monodelphis emiliae*.—DQ385832-35

*Monodelphis handleyi*.—DQ386631

*Monodelphis iheringi*.—GU112934-35

*Monodelphis gardneri*.—HM998597-98

*Monodelphis osgoodi*.—HM998587-88

*Monodelphis peruviana*.—MVZ171412

*Monodelphis reigi*.—FJ810210

*Monodelphis sanctaerosae*.—HM998596

*Monodelphis scalops*.—HM998560 (voucher: UFMG 2251)

*Monodelphis theresa*.—HM998593-95

*Monodelphis touan*.—HQ454135

*Marmosops incanus*.—GU112900, GU112905

*Gracilinanus microtarsus*.—GU112889, GU112891

## TABELAS

**TABELA 1.** Divergências genéticas (% mínima-% média-% máxima) dentro (diagonal em negrito) e entre (abaixo da diagonal) 18 espécies de *Monodelphis* identificadas nas análises moleculares com sequências de 801 pares de base de citocromo b. Grupos externos (GE) foram incluídos para comparação.

	<i>americana</i>	<i>iheringi</i>	<i>gardneri</i>	<i>glirina</i>	<i>sanctaerosae</i>	<i>domestica</i>	<i>touan</i>	<i>brevicaudata</i>	<i>arlindoi</i>	<i>dimidiata</i>	<i>kunsi</i>	<i>osgoodi</i>	<i>handleyi</i>	<i>peruviana</i>	<i>reigi</i>	<i>adusta</i>	<i>scalops</i>	<i>emiliae</i>	GE
<i>americana</i>	<b>0,3-3,9-7,3</b>																		
<i>iheringi</i>	3,8-6,5-9,5	<b>0,3-1,8-3,3</b>																	
<i>gardneri</i>	7,4-9,9-12,3	7,1-8,4-10,2	<b>0-2,4-0</b>																
<i>glirina</i>	10,0-12,1-14,3	9,0-10,7-12,2	13,1-14,1-15,0	<b>0,3-1,7-4,1</b>															
<i>sanctaerosae</i>	9,3-10,9-12,8	9,0-9,9-10,7	13,5-13,5-13,5	5,0-6,0-6,9	-														
<i>domestica</i>	9,3-11,0-12,8	7,7-8,9-9,9	13,1-13,9-14,6	7,5-8,7-9,6	6,7-7,5-8,6	<b>0,8-1,8-2,4</b>													
<i>touan</i>	8,3-10,6-12,4	8,6-9,5-10,3	15,0-15,4-15,8	8,3-8,9-10,0	0-7,0-0	6,0-6,5-7,2	-												
<i>brevicaudata</i>	8,3-10,4-12,4	7,0-8,5-9,7	12,7-13,5-14,3	7,2-7,9-8,5	0-6,6-0	6,9-7,2-7,5	0-4,2-0	-											
<i>arlindoi</i>	7,7-10,2-12,4	7,7-8,8-9,7	13,1-13,5-13,9	6,3-6,7-7,0	0-4,8-0	5,7-6,5-7,6	0-3,8-0	0-4,7-0	-										
<i>dimidiata</i>	8,7-11,1-13,2	8,4-9,0-10,1	9,9-11,0-12,1	11,0-12,0-12,8	0-10,3-0	10,9-11,4-12,4	0-9,3-0	0-9,7-0	0-11,0-0	-									

TABELA 1. Continuação.

	<i>americana</i>	<i>iheringi</i>	<i>gardneri</i>	<i>glirina</i>	<i>sanctaerosae</i>	<i>domestica</i>	<i>touan</i>	<i>brevicaudata</i>	<i>arlindoi</i>	<i>dimidiata</i>	<i>kunsi</i>	<i>osgoodi</i>	<i>handleyi</i>	<i>peruviana</i>	<i>reigi</i>	<i>adusta</i>	<i>scalops</i>	<i>emiliae</i>	GE	
<i>kunsi</i>	9,0-11,3- 14,8	8,0-9,6- 11,3	10,6- 11,7- 13,2 15,0	12,4- 13,7- 15,0	11,6-12,1- 12,3	12,0- 13,7-15,3	12,0- 12,4- 12,7	12,0-12,6- 13,1	12,0- 12,6- 13,1	10,6- 10,9-11,3	<b>0,5- 2,2- 3,9</b>									
<i>osgoodi</i>	8,7-10,8- 12,6	8,8- 10,1- 11,5	9,4- 10,3- 11,4	11,4- 12,3- 13,1	10,0-10,1- 10,3	10,6- 11,3-12,4	12,1- 12,2- 12,4	10,6-10,8- 11,0	10,7- 11,2- 11,8	10,3- 11,2-12,1	9,0- 10,0- 11,1	<b>0-3,6-0</b>								
<i>handleyi</i>	9,7-11,5- 14,5	8,7-9,9- 10,8	9,4-9,5- 9,7	12,4- 13,1- 13,9	0-11,0-0	13,9- 14,2-14,6	0- 13,1- 0	0-12,4-0	0-12,8- 0	0-11,3-0	10,0- 10,4- 10,6	5,0-5,5- 6,0	-							
<i>peruviana</i>	10,1-11,6- 14,2	9,2- 10,1- 11,4	11,5- 11,5- 14,5	12,5- 13,0- 14,5	0-12,5-0	13,2- 13,4-14,0	0- 13,6- 0	0-14,4-0	0-13,7- 0	0-11,8-0	10,4- 10,7- 11,1	6,2-7,4- 8,5	0-7,5-0	-						
<i>reigi</i>	10,5-12,4- 15,0	9,5- 10,0- 10,6	12,1- 12,7- 13,3	11,0- 11,9- 12,8	0-10,3-0	12,0- 12,4-12,4	0- 12,1- 0	0-12,1-0	0-11,4- 0	0-10,5-0	10,7- 11,3- 11,8	7,8-8,0- 8,1	0-9,2-0	0-7,9-0	-					
<i>adusta</i>	9,0-11,4- 12,6	9,8- 11,1- 11,9	12,6- 12,8- 13,0	10,7- 11,8- 12,8	0-10,3-0	10,3- 11,1-11,7	0- 10,7- 0	0-11,4-0	0-11,4- 0	0-11,8-0	9,8- 10,9- 11,5	6,9-7,5- 8,2	0-8,5-0	0-10,4-0	0- 7,2-0	-				
<i>scalops</i>	8,4-10,7- 12,6	7,7-9,2- 10,9	11,0- 12,2- 13,3	10,1- 13,6- 15,3	9,4-10,5- 11,1	6,7-8,9- 10,7	9,3- 10,2- 10,7	10,0-11,2- 12,6	9,3- 10,5- 11,8	8,0-8,9- 9,4	7,4- 9,1- 10,4	8,5-9,9- 10,9	11,2- 12,0- 12,3	8,1-9,4- 10,2	10,9- 11,7- 12,0	9,5- 10,2- 10,6	<b>0,3- 1,3-2,7</b>			
<i>emiliae</i>	10,0-12,4- 15,5	10,4- 11,4- 12,9	12,7- 13,8- 15,0	12,8- 14,3- 15,4	13,5-14,0- 14,6	13,1- 14,3-15,7	12,7- 13,3- 13,8	12,0-12,6- 13,1	13,5- 14,0- 14,6	8,4-8,8- 9,3	10,6- 11,3- 12,3	11,4- 12,0- 12,4	12,8- 13,1- 13,5	14,8- 15,2-15,6	12,6- 12,9- 13,3	11,4- 11,9- 12,5	11,1- 12,5- 14,1	<b>0,3- 0,6-1,0</b>		
GE	10,9-12,7- 15,5	9,6- 11,7- 15,1	11,3- 13,6- 16,7	13,7- 15,3- 17,6	14,4-15,2- 16,4	12,6- 14,2-16,8	14,8- 15,9- 17,2	15,0-14,8- 15,2	14,1- 14,9- 16,1	13,7- 15,0-16,8	12,3- 13,9- 15,8	12,4- 13,0- 13,5	13,9- 14,3- 14,9	12,5- 14,4-17,7	12,4- 12,9- 13,3	10,3- 11,7- 13,9	12,3- 15,3- 19,6	12,3- 13,7- 15,4	<b>0,8- 9,6- 14,0</b>	

**TABELA 2.** Sumário de comparações morfológicas entre as 3 espécies de *Monodelphis* de listras avaliadas e reconhecidas neste estudo.

Caráter	<i>M. americana</i>				<i>M. iheringi</i>	<i>M. scalops</i>
	“Nordeste”	“Norte do ES”	“Centro-Sul do ES”	“Centro-Leste”		
Dimorfismo sexual	Não	Não	Sim	Sim	Não	Sim
Extensão da listra mediana dorsal	contínua e bem marcada da cauda até o focinho	contínua e bem marcada da cauda até o focinho	base da cauda até o focinho, mas escassa a partir dos olhos	base da cauda até o focinho, mas escassa a partir dos olhos	contínua da base da cauda até o focinho, tênue a partir dos olhos	flancos até no máximo entre as orelhas, com resquício no focinho
Pelagem dorsal	amarelada com listras conspícuas	amarelada com listras conspícuas	♂ jovens e subadultos e ♀: amarelada com listras conspícuas; ♂ adultos: avermelhada com listras rarefeitas	♂ jovens e subadultos e ♀: amarelada com listras conspícuas; ♂ adultos: avermelhada com listras rarefeitas	amarelada com listras conspícuas	jovens: amarelada com listras conspícuas; subadultos: listras e pêlos amarelos pálidos; ♀ adultas: amarelo pálida com listras pouco conspícuas, podendo ter pêlos cinzas nos ombros; ♂ adultos: 2/3 a metade do dorso com pêlos acinzentados, cabeça

TABELA 2. Continuação.

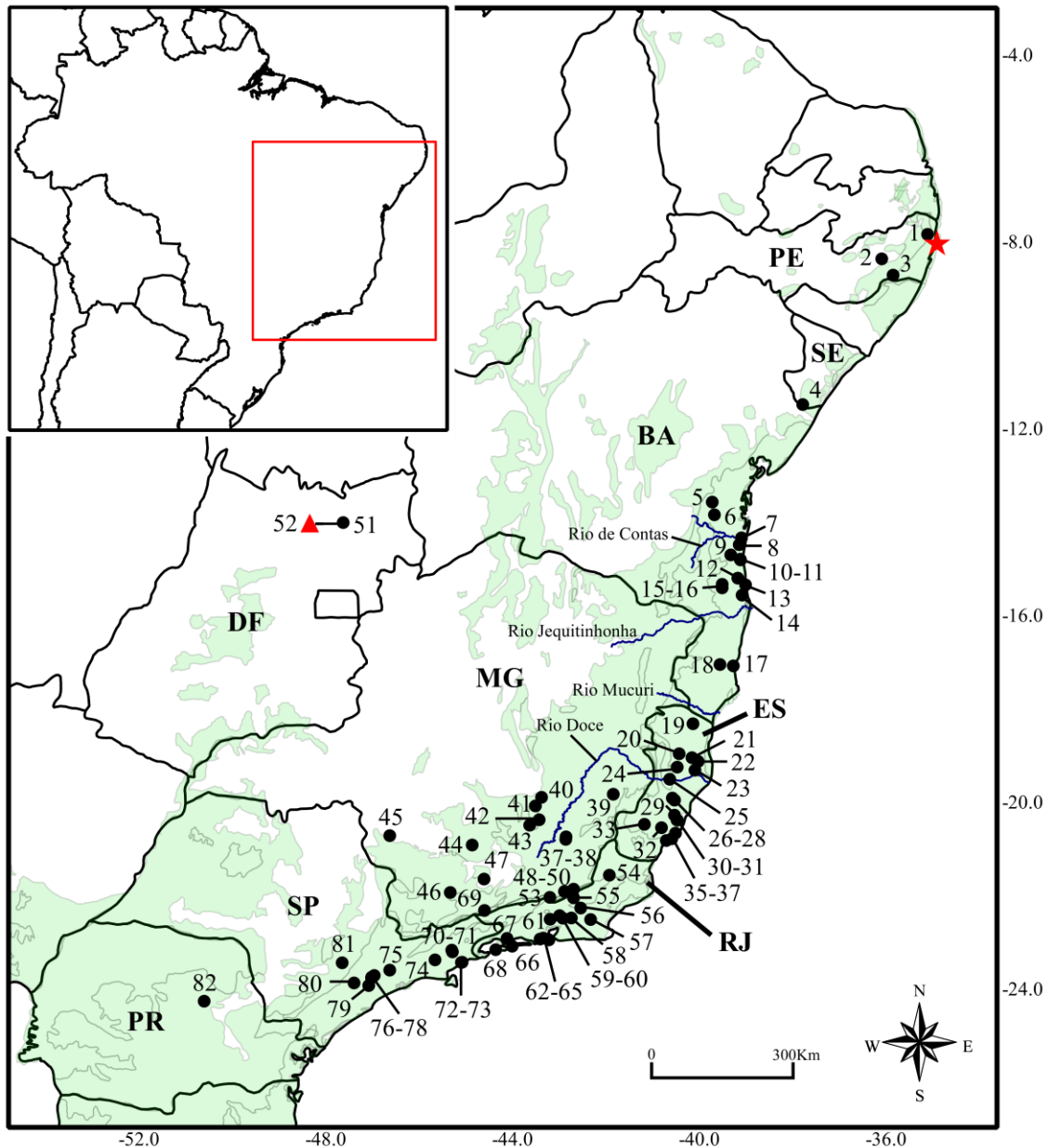
Caráter	<i>M. americana</i>			<i>M. iheringi</i>	<i>M. scalops</i>	
	“Nordeste”	“Norte do ES”	“Centro-Sul do ES”			“Centro-Leste”
Pelagem ventral	alaranjada, sem contrastar com as laterais do corpo	♀ jovens e subadultas: esbranquiçada; adultos: creme claro ou escuro, sem contrastar com as laterais do corpo	jovens e subadultos: esbranquiçada; adultos: creme escuro, podendo ter pêlos avermelhados na região inguinal e garganta	jovens e subadultos: esbranquiçada; adultos: creme claro, contrastante com as laterais do corpo, podendo ter pêlos avermelhados na região inguinal e garganta	alaranjada na porção central, com laterais mais claras, sem contraste abrupto com as laterais do corpo	e flancos avermelhados e listras ausentes pêlos com 2/3 cinza e ponta amarelo claro
Processos pós-orbitais	ausentes	ausentes, mas com dilatação para formação destes em adultos	♂ adultos: bem desenvolvidos	♂ adultos: ausentes ou bem desenvolvidos	ausentes	ausentes
Achatamento do crânio		pouco acentuado, com caixa craniana alta e arredondada		muito acentuado	intermediário entre <i>M. americana</i> e <i>M. iheringi</i>	

**TABELA 2.** Continuação.

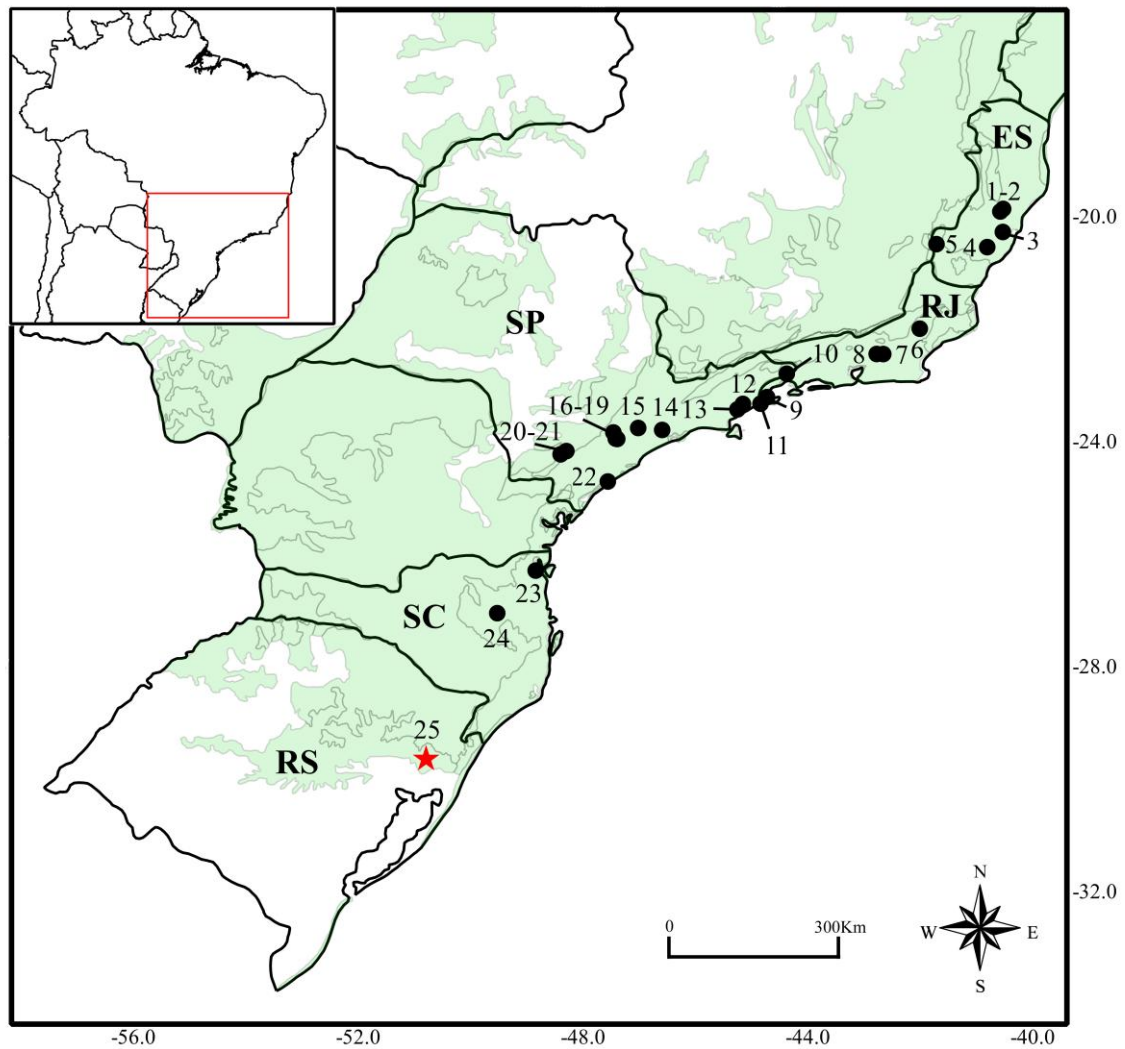
<b>Caráter</b>	<i>M. americana</i>				<i>M. iheringi</i>	<i>M. scalops</i>
	“Nordeste”	“Norte do ES”	“Centro-Sul do ES”	“Centro-Leste”		
Distribuição geográfica	Pará e Nordeste do Brasil, ao norte do Rio Jequitinhonha (Fig. 1)	Itamaraju-BA e Norte do Espírito Santo, ao sul do Rio Jequitinhonha e ao norte do Rio Doce (Fig. 1)	Espírito Santo, ao sul do Rio Doce, e Viçosa-MG (Fig. 1)	Sudeste do Brasil (exceto Espírito Santo), Goiás e Paraná (Fig. 1)	Mata Atlântica costeira do Brasil (Fig. 2)	Sudeste do Brasil (Fig. 3)

## FIGURAS

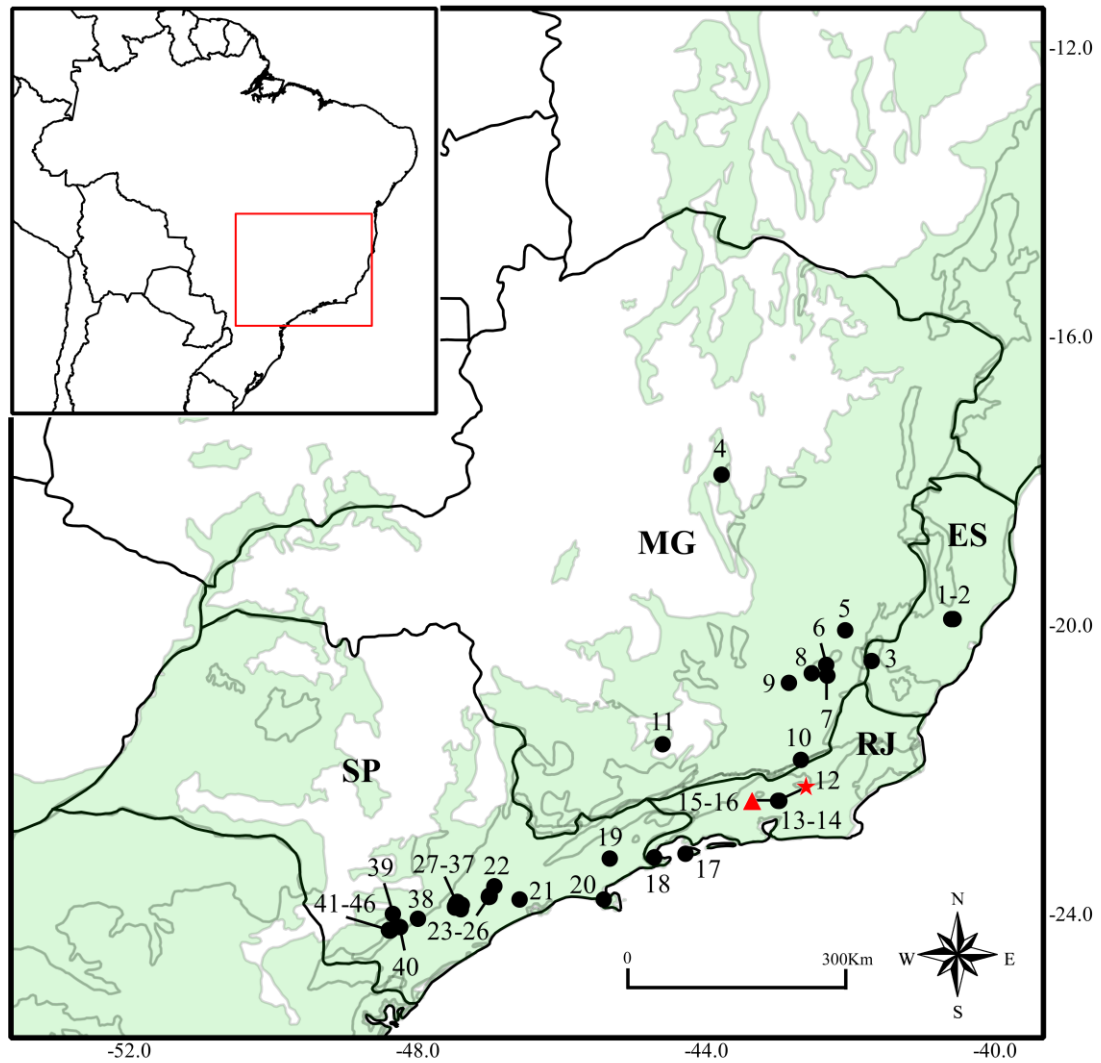
**FIGURA 1.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis americana*/*M. umbristriata*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo de *M. americana*; ▲ = localidade-tipo de *M. umbristriata*.



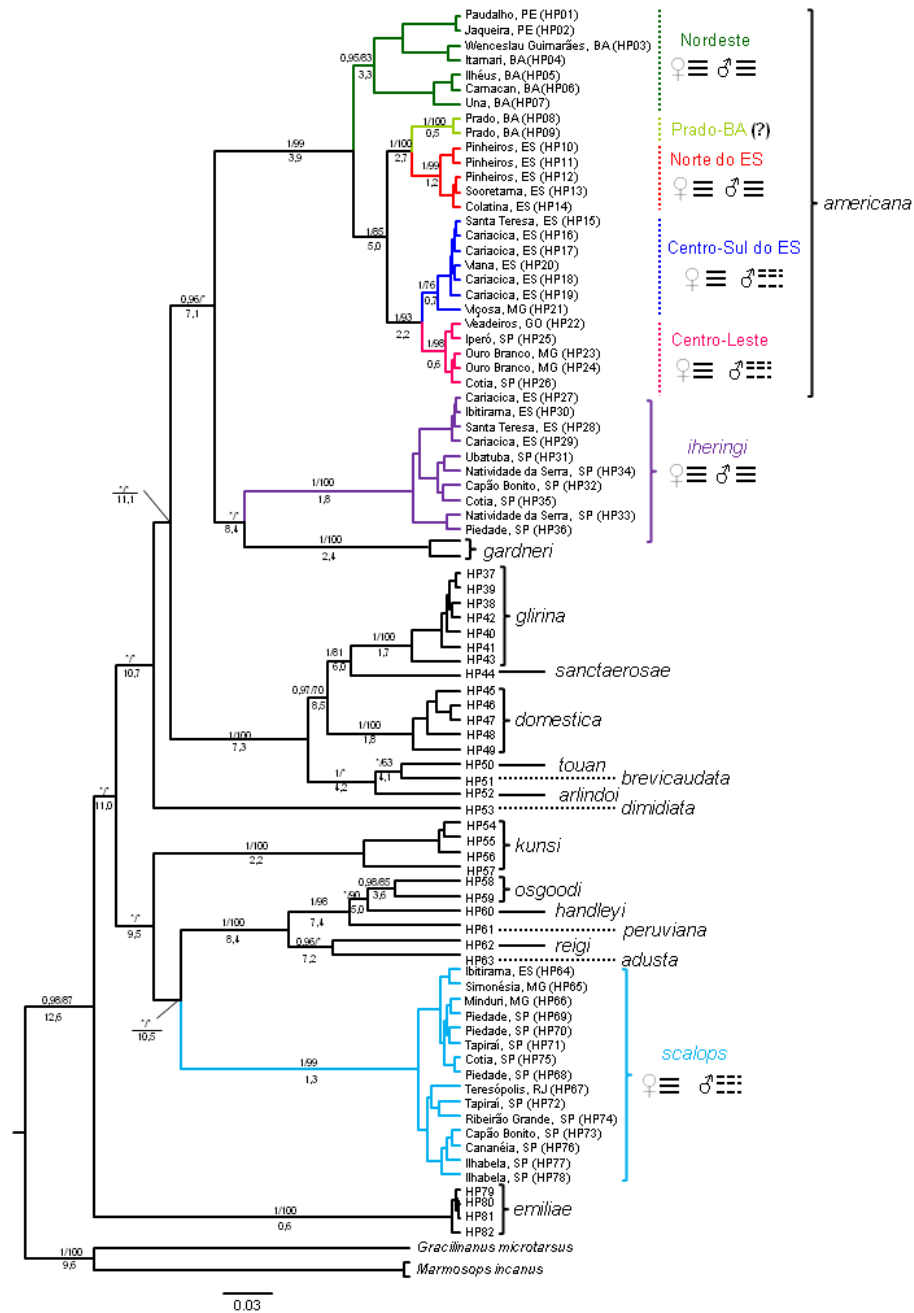
**FIGURA 2.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis iheringi*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo.



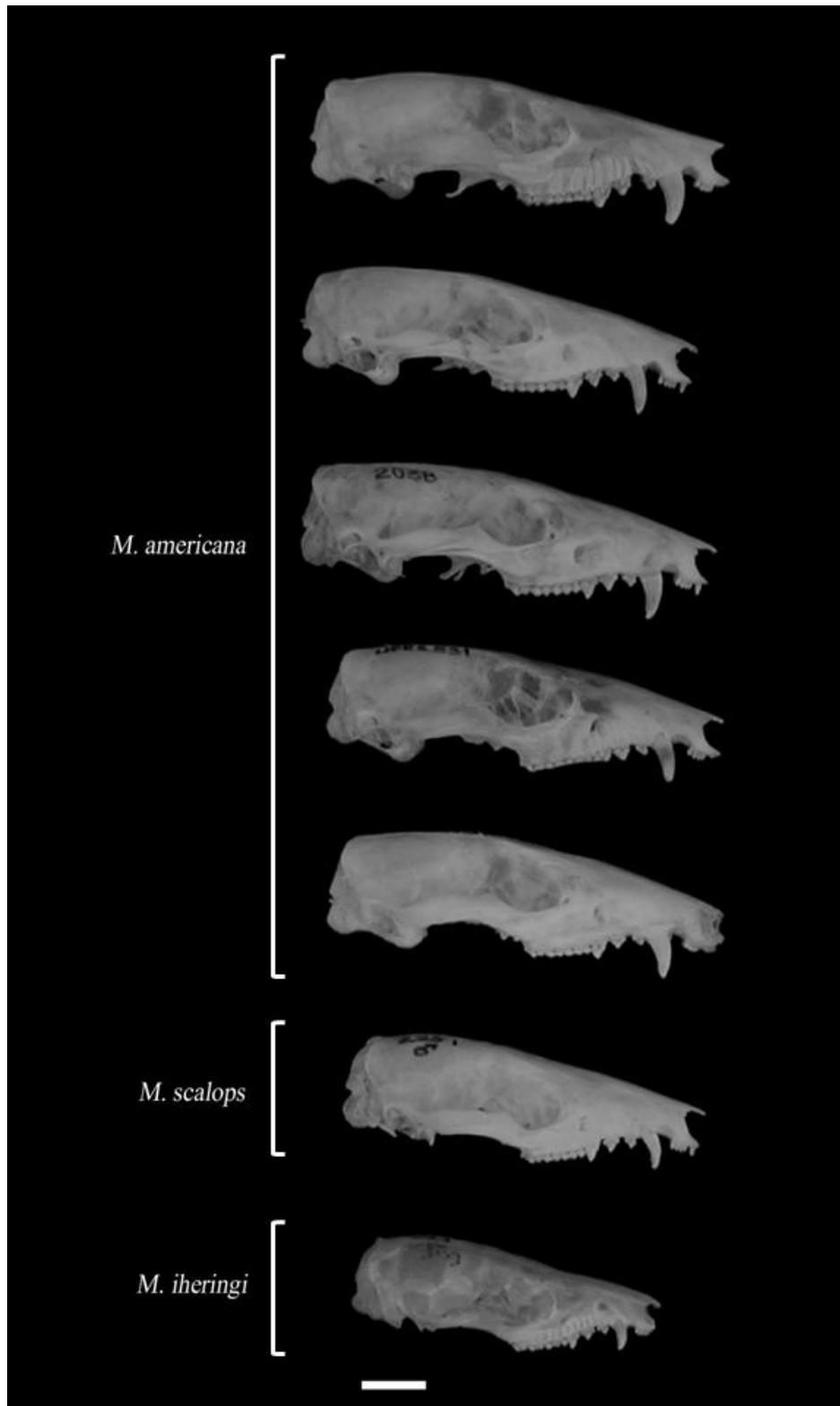
**FIGURA 3.** Mapa de distribuição de amostras de tecido e/ou vouchers de *Monodelphis scalops*/*M. theresa*. Localidades estão numeradas de acordo com Apêndice I. Em verde, cobertura da Mata Atlântica. ★ = localidade-tipo de *M. scalops*; ▲ = localidade-tipo de *M. theresa*.



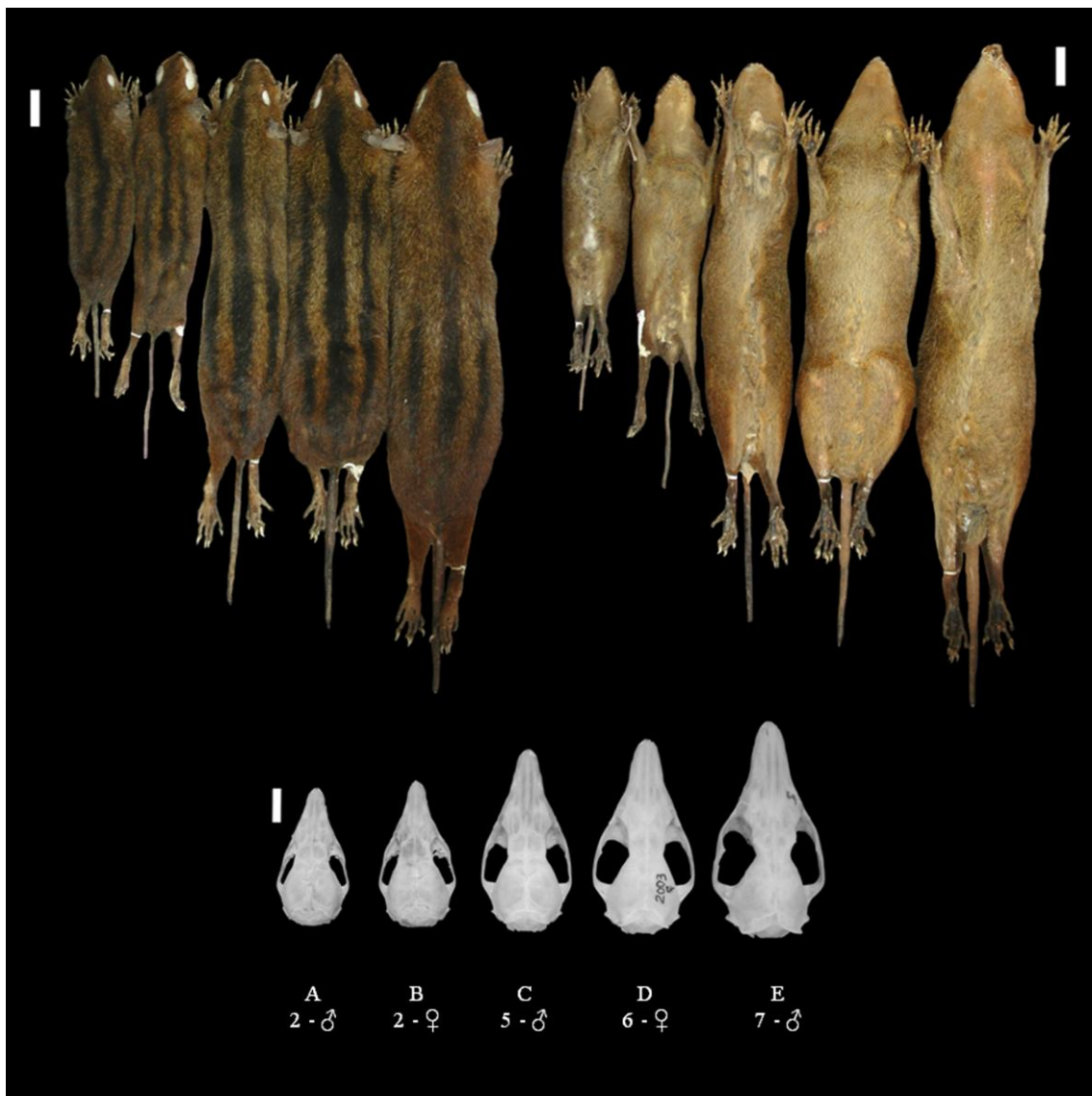
**FIGURA 4.** Relações filogenéticas de 18 espécies de *Monodelphis* representadas pela árvore de Inferência Bayesiana. Números sobre os ramos representam valores de probabilidades posteriores seguidos por valores de *bootstrap*. Nós marcados com (\*) apresentam valores de suporte baixos (PP<0.95 e BS<60). Números sob os ramos correspondem aos valores das médias das distâncias genéticas entre os membros do clado (%). (?): vouchers não examinados; ≡: listras conspícuas em adultos; ≡≡≡: listras rarefeitas em adultos.



**FIGURA 5.** Vista lateral de crânios de adultos de *Monodelphis americana*, *M. scalops* e *M. iheringi*, evidenciando o achatamento dorso-ventral. Escala: 5 mm. A: RM 245 (“Nordeste”); B: RM 364 (“Prado-BA”); C: UFES 2038 (“Norte do ES”); D: UFES 531 (“Centro-Sul do ES”); E: MP 106 (“Centro-Leste”); F: UFMG 2251; G: UFES 509.



**FIGURA 6.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Nordeste”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: CC 34; B: RM 247; C: UFMG 2081; D: UFMG 2003; E: UFMG 2004.



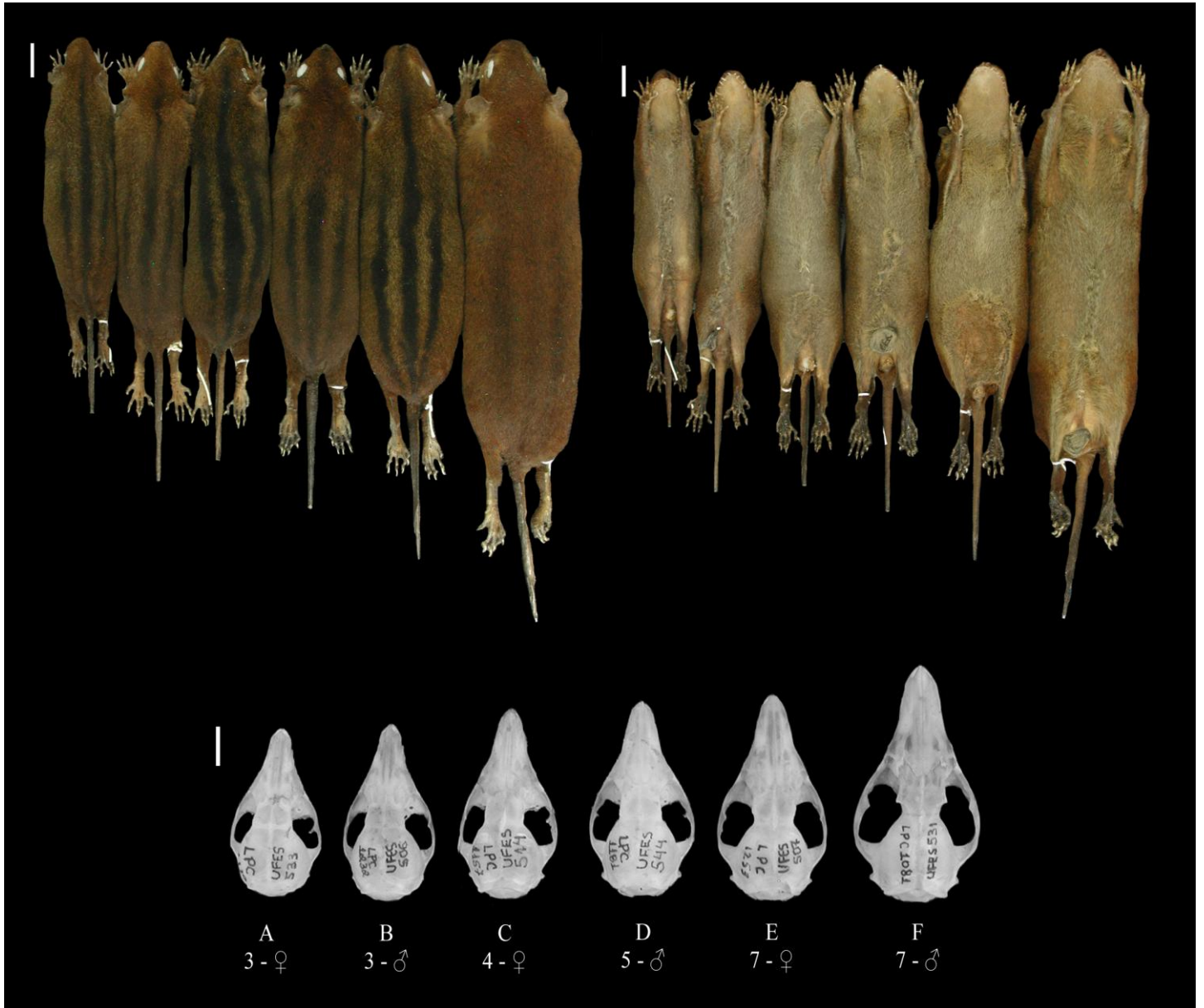
**FIGURA 7.** Vista dorsal de crânio de exemplar adulto (classe 7; RM 364) de *Monodelphis americana* - “Prado-BA”. Escala: 5 mm.



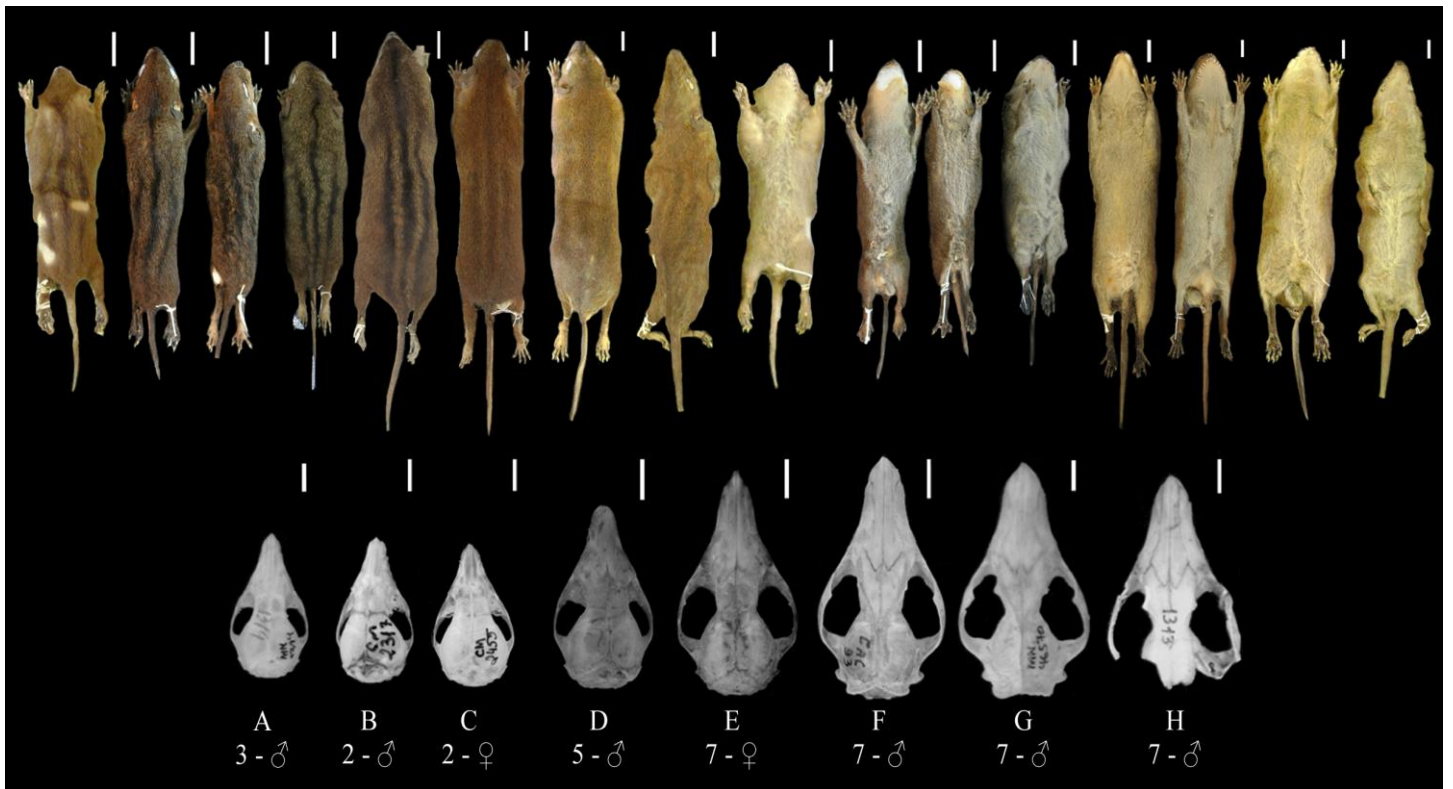
**FIGURA 8.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Norte do ES”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: UFES 2183; B: UFES 2186; C: UFES 2039; D: UFES 2038.



**FIGURA 9.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Centro-Sul do ES”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: UFES 533; B: UFES 506; C: UFES 514; D: UFES 544; E: UFES 507; F: UFES 531.



**FIGURA 10.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis americana* - “Centro-Leste”. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MN 1314; B: CM 2317; C: CM 2455; D: CCAMPO 12; E: MZUSP 1855; F: CAC 93; G: MN 46570; H: MN 1313.



**FIGURA 11.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis iheringi*. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MZUSP 30638; B: UFES 512; C: MBML 2346; D: MZUSP 34083.



**FIGURA 12.** Vista dorsal e ventral de peles e vista dorsal de crânios de *Monodelphis scalops*. Números e símbolos indicam classes etárias e sexo, respectivamente. As peles são correspondentes aos crânios, da esquerda para a direita. Escalas: peles = 10 mm; crânios = 5 mm. A: MZUSP 34077; B: MZUPS 34101; C: CM 3359; D: CM 1282; E: CM 1922; F: UFMG 2251.

