

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

FELIPE MEDEIROS CECCAGNO

A CONQUISTA DO NEOTRÓPICO

UMA ABORDAGEM MACROEVOLUTIVA SOBRE A RELAÇÃO ENTRE A ÁREA
OCUPADA E A IDADE DAS LINHAGENS DE SIGMODONTINEOS (WAGNER,
1843)

PORTO ALEGRE – RS

2022

FELIPE MEDEIROS CECCAGNO

A CONQUISTA DO NEOTRÓPICO

UMA ABORDAGEM MACROEVOLUTIVA SOBRE A RELAÇÃO ENTRE A ÁREA
OCUPADA E A IDADE DAS LINHAGENS DE SIGMODONTINEOS (WAGNER,
1843)

Monografia como requisito parcial à obtenção
do título de Bacharelado em Ciências
Biológicas do Instituto Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
Orientador: Prof.º Dr. Renan Maestri

PORTO ALEGRE – RS

2022

CIP - Catalogação na Publicação

Medeiros Ceccagno, Felipe
A CONQUISTA DO NEOTRÓPICO UMA ABORDAGEM
MACROEVOLUTIVA SOBRE A RELAÇÃO ENTRE A ÁREA OCUPADA E
A IDADE DAS LINHAGENS DE SIGMODONTINEOS (WAGNER, 1843)
/ Felipe Medeiros Ceccagno. -- 2022.
29 f.
Orientador: Renan Maestri.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto
de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas,
Porto Alegre, BR-RS, 2022.

1. Sigmodontinae. 2. Idade. 3. Área. 4. História
Evolutiva. I. Maestri, Renan, orient. II. Título.

FELIPE MEDEIROS CECCAGNO

A CONQUISTA DO NEOTRÓPICO

UMA ABORDAGEM MACROEVOLUTIVA SOBRE A RELAÇÃO ENTRE A ÁREA
OCUPADA E A IDADE DAS LINHAGENS DE SIGMODONTINEOS (WAGNER,
1843)

Monografia como requisito parcial à obtenção
do título de Bacharelado em Ciências
Biológicas do Instituto Biociências da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
Orientador: Prof.º Dr. Renan Maestri

Aprovado em: Porto Alegre – RS, 10 de outubro de 2022

BANCA EXAMINADORA:



Ms. Maico Stochero Fiedler

Universidade Federal do Rio Grande do Sul



Prof. Dr. Thales Renato Ochotorena de Freitas

Universidade Federal do Rio Grande do Sul



Ms^a. Luiza Flores Gasparetto

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Dedico esta monografia aos meus amados avós Vilma Scalco Medeiros e Raimoaldo Teles Medeiros, *in memoria*, que sempre foram a minha base e fortaleza nos momentos mais difíceis da minha vida.

AGRADECIMENTO

Primeiramente agradeço aos meus orientadores o Prof. Dr. Renan Maestri e a Prof.^a dra. Ana Karina Scomazzon pela disposição, paciência em me orientar nos trabalhos realizados ao longo de toda minha graduação, pelos conselhos, críticas, ensinamentos, e muitas vezes pela compreensão e incentivo recebido por ambos, e o exemplo de pesquisadores e pessoas que certamente me acompanharão por toda minha vida profissional.

Agradeço também a todos colegas das equipes do Laboratório de Ecomorfologia e Macroevolução - LEMA - e do Laboratório de Conodontes e Foraminíferos - LACONF - pelos momentos de descontração e que ao longo desses anos foram para mim como duas segundas famílias. Agradeço, em especial, ao Dr. Lucas Porto, Ms. Maico Fiedler, Ms^a Carolina Prauchner e Ms^a Luiza Flores Gasparetto, pela ajuda com minhas dúvidas em estatísticas e na utilização do programa R, a Dr^a. Sara Nascimento ajuda e compreensão e de aspectos da paleontologia.

Agradeço também as professoras Dr^a. Suzana B. Amato e Dr^a. M^a. Luisa Lorscheitter, por acreditarem no meu potencial.

À professora Dr^a. Tatiana Roman, que além professora na graduação, também é uma prima distante, e que foi minha maior referência profissional como cientista e bióloga desde a infância, sem ela como norte, talvez eu nunca tivesse saído da minha cidade natal para me graduar.

Às antigas professoras do colegial, Adriana Fiori, Andiara Rigo, Tânia M^a. Ferronato, Ândria Tura, Fernanda Peruzzo, Kátiuska Izaguirry Marçal e Vanessa Cenci, pois foram a base e quem me deram as ferramentas para construir meu caminho.

Aos amigos que a vida acadêmica me deu, Miguel Calderon, José Bolivar Gomes Grego, Gabriel Luiz Wagner, Tatiane Jozwiak, Vitória da Silveira Pacheco, Thais Jass Teixeira, Débora Luz Ferreira e Amanda Galisteo pela amizade e paciência.

Aos queridos Méri Liliane Tomasetto e José Francismo Mariano, pela amizade e conselhos sábios

Aos meus padrinhos Édalo Tedesco e Sandra Buslik pelas ajudas durante minha trajetória

À prima Sônia Medeiros Togni pelo acolhimento que recebi em sua casa durante os meus primeiros meses Porto Alegre.

E, finalmente, agradeço à minha família que sempre foram a minha base, e que apesar das diferenças sempre serão o meu farol nas noites de tormenta, à minha tia Marlowa Adriane Medeiros, às primas Isadora Medeiros Pasuch e Marcela Medeiros Biasin, e em especial a minha mãe Karina Fabiane Medeiros e avó Vilma Scalco Medeiros, sem as quais jamais teria chegado onde cheguei.

“Há um tempo em que é preciso
abandonar as roupas usadas
Que já tem a forma do nosso corpo
E esquecer os nossos caminhos que
nos levam sempre aos mesmos lugares
É o tempo da travessia
E se não ousarmos fazê-la
Teremos ficado para sempre
À margem de nós mesmos”

Fernando Pessoa

RESUMO

Sigmodontinae WAGNER, 1843 é uma subfamília de roedores cricetídeos que ocorrem no neotrópico, os quais são popularmente denominados como camundongos do Novo Mundo, constituindo o clado com maior riqueza da família Cricetidae. Acredita-se que as primeiras linhagens deste grupo tenham surgido há aproximadamente 10,5 milhões de anos durante o Mioceno, na América do Norte, dispersando-se por toda América do Sul como parte do Grande Intercâmbio Americano. Atualmente, as espécies de sigmodontíneos ocupam praticamente todas as áreas terrestres da região neotropical, incluído áreas continentais e de ilhas, com gradientes latitudinais e de elevação significativos. Neste estudo analisamos a relação entre a idade das espécies de sigmodontíneos e o tamanho das áreas de distribuição geográfica das espécies, a fim de compreender como se sucedeu a ocupação das atuais áreas ao longo do surgimento das linhagens. Para tais análises, tomamos como referência quatro modelos descritos na literatura: área-idade, estase pós-expansão, ciclo táxon, e idiosincrasia. Nossa previsão era que linhagens mais antigas teriam áreas de ocorrência maiores pois teriam tido mais tempo para se dispersar e ocupar novos ambientes, configurando o modelo área-idade. Contudo, nossos resultados demonstraram que não há relação entre a idade das espécies e sua área de distribuição geográfica, resultando no modelo de idiosincrasia. Apesar disso, ao considerarmos a história natural dos sigmodontíneos, bem como os diferentes nichos e habitats os quais eles ocupam, este estudo requer análises mais aprofundadas, considerando outras variáveis, como tamanho corporal, nicho, habitat, que serão analisadas através de uma abordagem multidimensional em estudos futuros. Por hora, o modelo idiosincrático nos revela que as espécies mais antigas não possuem áreas de distribuição geográfica maiores do que as espécies mais recentes.

Palavras-chave: Sigmodontinae, Idade-área, História evolutiva.

ABSTRACT

Sigmodontinae WAGNER, 1843 is a subfamily of cricetids rodents that occurs in Neotropic, and constitutes one of the richest clades of Cricetidae. It is believed that the first lineage of this group appeared about 10.5 million years ago during Late Miocene in the North America spreading all over South America as part of the Great American Exchange. Currently the sigmodontine occupy virtually all the land areas in neotropical region including continental and island areas, and present a significant latitudinal and elevation gradient. In this study, we analyzed the relationship between sigmodontine's species age and size of geographical range to understand current pattern of distribution of the lineages. For such analysis we take as reference four models described in literature: age-area, stasis post expansion, taxon cycle, and idiosyncratic. Our hypothesis was that oldest lineages would have larger occurrence areas because would have had more time to disperse and to occupy new environment featuring age-area model. However, our results demonstrated that there is no relationship between species age and size of the range, resulting in the idiosyncratic model. In future studies we also need to consider the sigmodontine's natural history as well as their different niches and habitats, and other variables as body size through of multidimensional approach. For now the idiosyncratic model demonstrated that older species do not have larger geographical distribution areas than more recent species.

Keywords: Sigmodontinae, age-area, evolutionary History.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
2. DESENVOLVIMENTO	14
2.1. Referencial Teórico	14
2.2. Materiais e Métodos.....	17
2.2.1. Coleta de Dados.....	17
2.2.2. Área de Distribuição Geográfica	17
2.2.3. Idade das Espécies.....	18
2.3. Resultados e Discussão.....	21
3. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	24
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25
5. ANEXOS	26
5.1. Lista de espécies.....	26

1. INTRODUÇÃO

Sigmodontinae WAGNER, 1843 é uma subfamília de roedores cricetídeos encontrados no neotrópico, popularmente denominados de camundongos do Novo Mundo, constituindo o clado mais diverso da família Cricetidae (Reig, 1986), com aproximadamente 382 espécies registradas (Patton et al, 2015). O nome do grupo é baseado no gênero tipo *Sigmodon*, o qual é caracterizado por seus molares apresentarem a forma da letra “S” (do grego sigma Σ ; σ .) quando vistos ventralmente.

Esta subfamília é dividida em nove tribos: Abrotrichini, Akodontini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomaszomyini e Wiedomyini. As espécies de sigmodontíneos apresentam uma grande variedade de nichos ocupados, comparável a família Murinae no Velho Mundo, tais como: arbóreos, escansoriais, cursoriais, fossoriais, semifossoriais e semiaquáticas. Além disso, têm uma dieta bastante diversificada também, sendo granívoros, frugívoros, onívoros e herbívoros (Maestri, 2017) com espécies extremamente generalistas bem como outras muito especializadas.

Acredita-se que as primeiras linhagens filogenéticas deste clado surgiram há aproximadamente 10,5 milhões de anos (Ma) entre o final da idade Serravaliana início da Tortoniana, no Mioceno Médio-Tardio, na América do Norte (Leite et. al., 2014). E, graças ao Grande Intercâmbio Americano, a partir do fechamento do estreito do Panamá no final do Mioceno, em torno de 7Ma, dispersaram-se por toda América do Sul, levando a uma irradiação evolutiva do grupo (Marshall et. al., 1979). Atualmente, as espécies de sigmodontíneos ocupam praticamente todas áreas terrestres da região neotropical, com um gradiente de elevação que vai desde o nível do mar até 5km de altitude, podendo ser encontradas em praticamente toda América Latina, com algumas espécies encontradas desde o sudoeste da América do Norte (aproximadamente na latitude 35° N) até as regiões meridionais da Patagonia. Além disso, há registro da ocorrência de algumas espécies no arquipélago de Galápagos, e historicamente também eram encontradas algumas outras que ocorriam em ilhas caribenhas (Patton et al, 2015).

Tendo em vista a incrível diversidade de hábitos e comportamentos, bem como os diferentes ambientes e as extensas áreas de distribuição ocupadas por sigmodontíneos, cabe a pergunta: será que ao ocuparem esses novos ambientes as

linhagens mais antigas obtiveram um maior sucesso adaptativo que as permitiu terem uma área de distribuição geográfica maior? E até que ponto os diferentes nichos ocupados e as diferentes dietas contribuíram como oportunidades ecológicas para essas linhagens?

Um estudo realizado por Weber & Figueiredo (2022), a partir de uma abordagem macroevolutiva sobre a relação entre a idade das linhagens de didelfídeos e a área de distribuição geográfica ocupadas por estas, pode auxiliar no entendimento sobre esta mesma relação aplicada às linhagens de sigmodontíneos. Neste estudo, os autores analisaram a relação entre alcance da distribuição geográfica das linhagens de didelfídeos com o comprimento do ramo filogenético, isto é, a idade das linhagens, para isso eles utilizaram quatro modelos:

1º. área-idade, no qual a linhagem expande sua área de distribuição aritmeticamente;

2º. estase pós-expansão, neste a linhagem expande geometricamente a sua área, porém ela estabiliza após um determinado tempo;

3º. táxon cíclico, constitui uma linhagem que expande o alcance da sua distribuição até um determinado tempo e após começa a diminuir, podendo ser numa velocidade igual, maior ou menor que a sua expansão inicial;

4º. idiossincrático, neste modelo o alcance de expansão é nulo.

Neste estudo, pretendemos aplicar a abordagem de Weber & Figueiredo (2022) às linhagens de sigmodontíneos. Porém, por tratarem-se de dois clados completamente diferentes, com peculiaridades em cada um, acreditamos que os resultados não sejam os mesmos. Talvez sigmodontíneos apresente resultados inesperados que nos possibilitará compreender melhor essa relação entre área ocupada e as idades das linhagens.

Por tratar-se de um grupo altamente diverso, acreditamos que sigmodontíneos podem ser um excelente modelo para responder perguntas sobre radiações adaptativas por oportunidade ecológica. Logo, o presente estudo nos permitirá compreender melhor a evolução deste grupo de roedores e sua distribuição geográfica ao longo das regiões do neotrópico.

2. DESENVOLVIMENTO

2.1. REFERENCIAL TEÓRICO

A subfamília Sigmodontinae foi descrita por Wagner, em 1843, tendo como holótipo o gênero *Sigmodon* sp. Atualmente, Sigmodontinae compreende o clado com a maior riqueza de espécies pertencente à família Cricetidae, segundo Reig (1986), e um dos mais diversos dentro da ordem Rodentia (Patton et al., 2015).

Os sigmodontíneos habitam praticamente todas as regiões do neotrópico, possuindo um amplo gradiente latitudinal, longitudinal e de altitude. Ocorrem do sudoeste dos Estados Unidos da América, na América do Norte (aproximadamente na latitude 35° N), até as regiões meridionais da Patagônia. Além das áreas continentais também são encontrados em regiões de ilhas, do Arquipélago de Galápagos às Antilhas Caribenhas. Também podem ser encontrados de regiões litorâneas ao nível do mar até cinco mil metros de altitude na cordilheira dos Andes (Patton, et al. 2015).

Por ocorrerem em diferentes ambientes do neotrópico, os sigmodontines precisaram se adaptar as condições presentes nos diferentes biomas e ecossistemas desta região biogeográfica. Sendo assim, a subfamília apresenta uma incrível diversidade de nichos, dietas, comportamentos, etc. Podem apresentar uma dieta bastante variada, entre as quais destacam-se principalmente granívoros, frugívoros, onívoros e herbívoros, insetívoros e, para algumas espécies semi-aquáticas, pequenos peixes e crustáceos. Por citar espécies semi-aquáticas, entre os demais hábitos de vida é possível citar também uma alta diversidade, como arbóreos, cursoriais, escansoriais, fossorias e semi-fossorias (Maestri, et al., 2017).

Devido à grande diversidade de nichos concomitante à ampla distribuição geográfica, os sigmodontíneos são por vezes comparados a família Murinae que ocorre no Velho Mundo, por isso também são chamados, popularmente de camundongos do Novo Mundo (Patton, et al., 2015).

Para Leite et al. (2014) as primeiras espécies surgiram há aproximadamente 10,5 Ma, durante o Mioceno Superior, no sudoeste da América do Norte, e que, segundo Marshall et al. (1979) teriam se dispersado para a América do Sul como parte do Grande Intercâmbio Americano com o fechamento do estreito de Panamá.

Para compreendermos a evolução de qualquer espécie ou grupo biológico, além da origem concomitante a um ancestral comum, precisamos conhecer onde estes clados estão, ou estiveram, no tempo e no espaço. Isso nos permite conhecer parte da dinâmica de como estes puderam se estabeleceram e colonizaram certas regiões, como parte da história natural de tal grupo.

Em vista disso, para Pigot et al. (2012), a importância de analisarmos a relação entre a idade das espécies e a área de distribuição geográfica nos permite compreender da dinâmica das áreas geográficas, isto é, como ocorrem a variações do tamanho das áreas de uma espécie ao longo do tempo, permitindo-nos assim conhecer padrões de ascensão e extinção. Desse modo, entre os principais modelos de expansão (que relacionam a área de distribuição geográfica e a idade das espécies) existem quatro: idade-área, ciclo táxon, estase pós-expansão, e idiosincrasia. Entre estes modelos, o mais antigo foi proposto por Willis (1922), o qual diz que a relação entre a idade e área é linear, ou seja, quanto mais antiga for a espécie, maior será sua área de distribuição geográfica, configurando um modelo aritmético.

Cinquenta anos mais tarde, Ricklefs & Cox (1972) propuseram um segundo modelo, o qual levava em consideração os processos de extinção e especiação dentro do grupo taxonômico, posto isso as áreas de espécies aumentariam após a especiação e diminuiriam ao passo que aumentassem as taxas de extinção, enquanto uma nova espécie começaria ocupar as mesmas áreas repetindo o ciclo, por isso o nome ciclo táxon. Logo, tal modelo configura um modelo quadrático.

Contudo, Jablonski (1987) propõem ainda outro modelo, o qual sugere que após a especiação as espécies ocupariam a maior parte das áreas mais propícias e, com o passar do tempo, estas áreas estabilizariam seus tamanhos, permanecendo constantes daquele momento em diante, caracterizando um tipo de estase. Logo, este modelo foi chamado de estase pós-expansão, ou apenas estase, e configura uma função logarítmica.

Já o último modelo, proposto por Gaston (2003), o modelo idiosincrático, não há variação no tamanho das áreas de distribuição independentemente da idade das espécies, configurando uma função constante.

Apesar disso, existem modelos inversos proporcionais, ou negativos, para os modelos citados. Dessa forma, no caso do modelo idade-área, as espécies mais

recentes têm tamanhos de área maiores que as mais antigas. Por conseguinte, no modelo ciclo táxon conforme a taxa de extinção aumenta o tamanho de área são maiores quando comparados às espécies com taxa de extinção menor. Logo, o mesmo vale para o modelo de estase, no qual a espécie diminui o tamanho da área geográfica até estabilizar num tamanho menor ao qual tinha no início. No entanto, o modelo idiossincrático permanece o mesmo, uma vez que, os tamanhos de área são constantes (Wagner & Figueiredo, 2022).

Wagner & Figueiredo (2022) aplicaram os estudos da relação entre a idade das espécies de didelfídeos da América do Sul e as respectivas áreas de ocorrência. em entre suas hipóteses iniciais os autores buscaram entender se as espécies mais antigas de didelfídeos teriam áreas de distribuição geográfica maiores que as espécies mais recentes, ou seja, esperavam encontrar uma relação baseada no modelo idade-área (Willis, 1922). Sugerindo que as espécies mais antigas tiveram mais tempo para se dispersar e colonizando áreas maiores, quando comparadas às espécies mais recentes. Porém, ao final do estudo eles encontraram através de suas análises uma relação baseada no modelo estase negativa, isto é, as espécies com uma menor especiação parecem ter áreas de distribuição maiores.

2.2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1. Coleta de Dados

Os dados sobre a árvore filogenética e os valores de tamanho das áreas de distribuição geográficas foram obtidos através de Maestri et. al., (2016) para um total de pouco mais de 420 espécies de sigmodontíneos. Por sua vez, as áreas de distribuição estão disponíveis em Patton et al. (2015). Desse total, foram analisadas 240 espécies (Tabela.1) devido a dados de área ou idade serem insuficientes para as demais.

Tabela.1 Número de espécies analisadas por tribo.

Tribo	Nº de Espécies
Abrotrichini	11
Akodontini	63
Ichthyomyini	1
Oryzomyini	80
Phyllotini	41
Reithrodontini	0
Sigmodontini	2
Thomaszomyini	31
Wiedomyini	0
<i>Incertae sedis</i>	11
	240 spp.

2.2.2. Área de Distribuição Geográfica

Os dados sobre a área de distribuição geográfica (Figura.1) das espécies foram coletados a partir do livro Mammals of South America v.2 - Rodents (Patton et.al., 2015). Segundo as informações presentes no livro, as áreas de distribuição foram estimadas com base em coletas *in situ* de espécimes e registros de ocorrência de indivíduos por diferentes pesquisadores ao longo do Neotrópico.

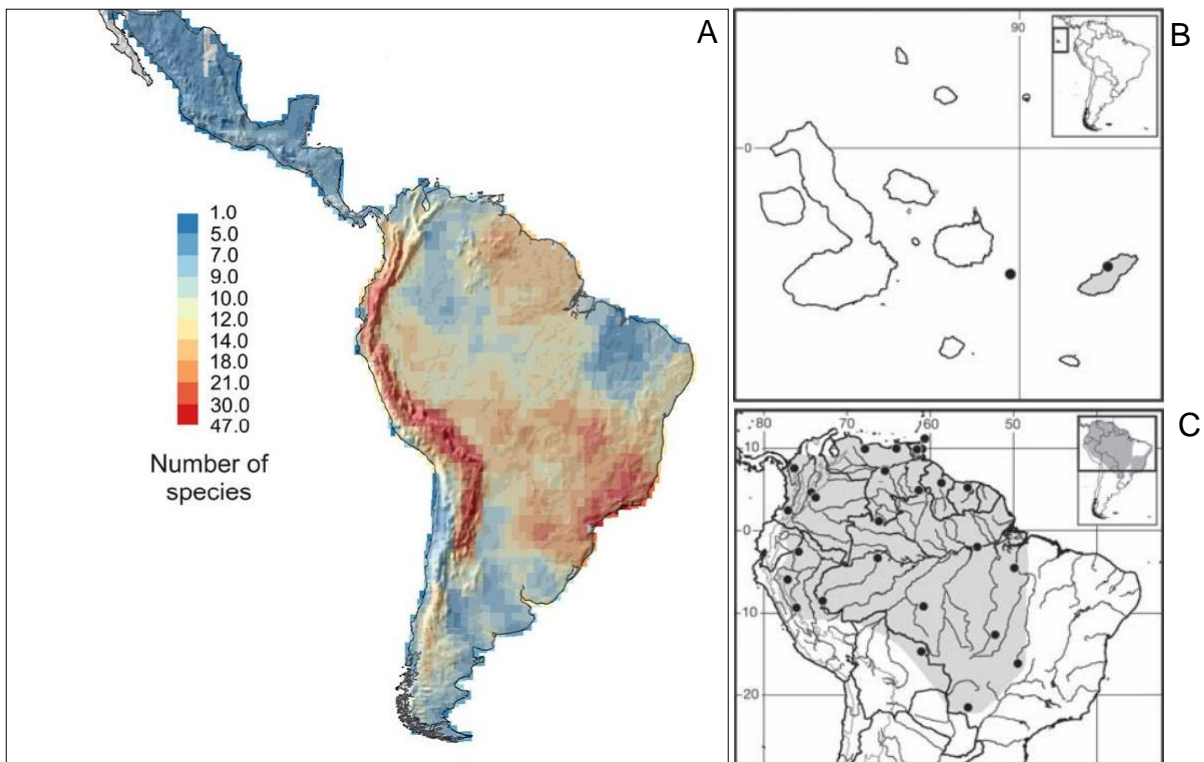


Figura.1. A, mapa mostrando a riqueza de espécies de sigmodontíneos no neotrópico (Modificado de Maestri et al., 2019); B, mapa da distribuição geográfica de *Aegialomys galapagoensis* com 303 km² e C, mapa da distribuição geográfica de *Oecomys trinitatis* com 8.496.080 km², respectivamente as espécies analisadas com a menor e a maior área de distribuição geográfica (Modificado de Patton et al., 2015).

2.2.3. Idade das espécies

A árvore filogenética (Figura.2) utilizada é uma das mais abrangentes para sigmodontíneos, construída a partir de uma supermatriz de 11 genes para mamíferos (Maestri et.al., 2017), salva em formato de arquivo “.tre”. Este mesmo arquivo foi utilizado neste estudo para extrair as informações sobre a idade das linhagens.

Através da árvore filogenética foram extraídos os valores de idade das linhagens, ou tamanho do ramo filogenético, em milhões de anos (*Millions Years – Mya*), de sigmodontíneos, utilizando os pacotes *ape*, *phytools* e *geiger* no software Rstudio.

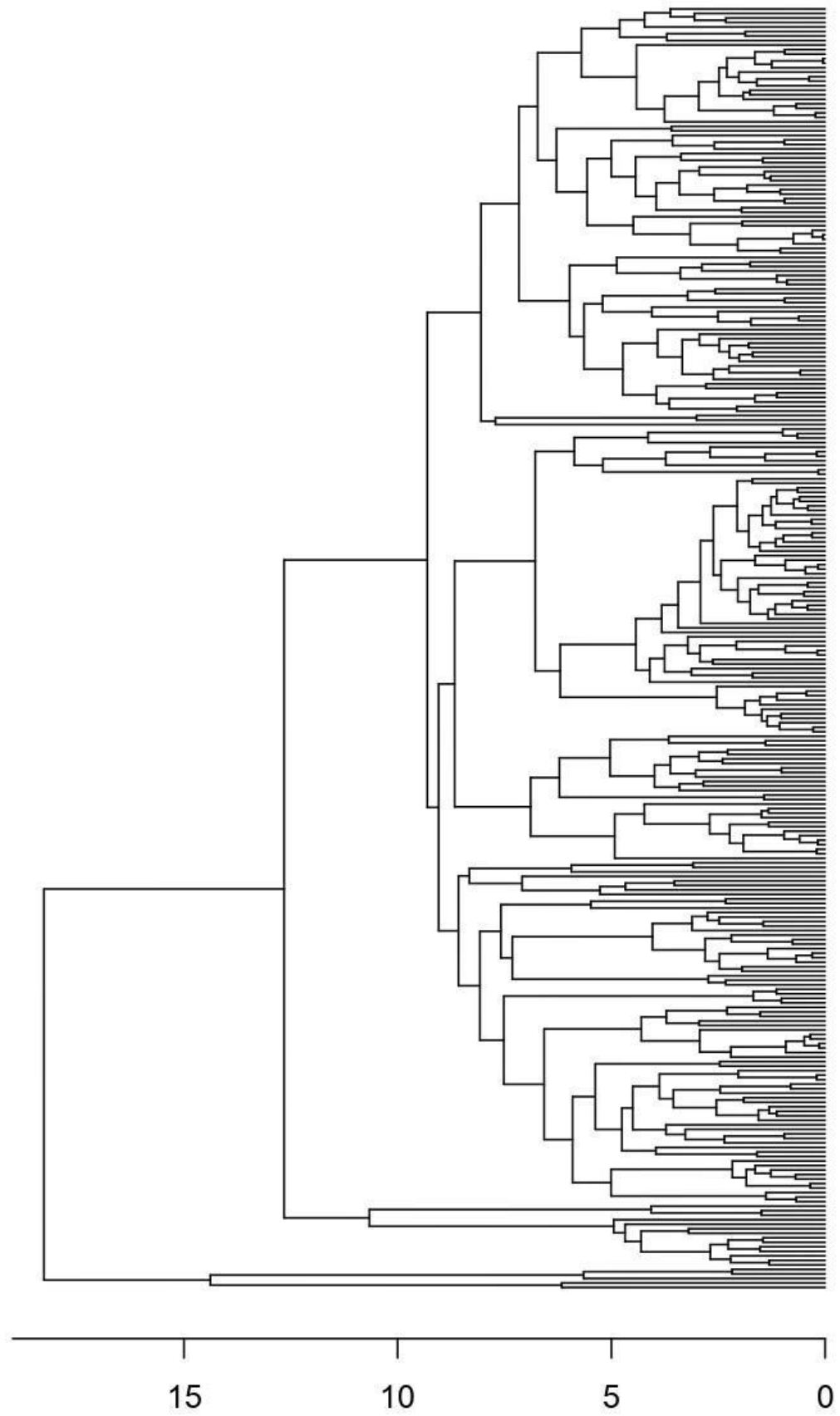


Figura.2 Árvore filogenética para sigmodontíneos com linha do tempo.

Com os dados sobre as áreas de ocorrência e as idades das linhagens para cada uma das respectivas espécies (Anexo. 5.1.) foram organizados em uma matriz com as seguintes informações:

- Tribo;
- Espécie;
- Área de ocorrência (km²);
- Idade das linhagens (Mya).
- Análise

Primeiramente, fizemos uma análise de regressão linear simples (r^2), utilizando o *software* R, para determinar a relação entre as áreas de ocorrência e a idade das linhagens da subfamília Sigmodontinae (Figura 3). Após foi realizada a mesma análise, agora aplicada para cada uma das tribos a fim de verificar se o modelo de expansão seria diferente ou igual ao modelo resultante para a subfamília Sigmodontinae, quando aplicados para cada tribo. Contudo, por causa de dados insuficientes sobre algumas espécies das tribos Ichthyomyini, Reithrodontini, Sigmodontini e Wiedomyini, estas não foram consideradas na segunda análise. Além disso, também foi utilizado o pacote *ggplot2* para gerar os gráficos (Figura 3 e 4), para determinar qual modelo de expansão seria o mais adequado aos sigmodontíneos e suas tribos.

2.3. RESULTADO E DISCUSSÃO

Os valores obtidos como resultados das análises de regressão linear simples (Tabela 2), mostram que não há correlação entre a área de ocorrência e a idade das linhagens tanto para sigmodontíneos quanto para as tribos analisadas. Portanto, sugerindo que o modelo mais adequado neste caso seria o modelo Idiossincrático.

Tabela.2 Valores de r^2 e p-valor encontrados através das análises lineares para a subfamília Sigmodontinae como um todo e para respectivas tribos analisadas.

Clado	r^2	p-valor
Subfamília		
Sigmodontinae	0,003641	0,351
Tribo		
Abrotrichini	0,01124	0,7564
Akodontini	0,009672	0,4432
Oryzomyini	0,007967	0,4311
Phyllotini	0,05828	0,1284
Thomaszomyini	0,05283	0,2135

Os gráficos gerados por meio do pacote ggplot2 (Figura 3 e 4) confirmam o modelo idiossincrático obtido a partir das regressões lineares. Contudo, apesar dos valores baixos de r^2 e do p não ser significativo, as tribos Phyllotini e Thomasomyini demonstram uma tendência linear positiva e negativa, respectivamente, o que configura como modelo expansão área-idade. Sendo assim, parece que enquanto as demais tribos de sigmodontíneos não demonstraram variação no tamanho das áreas de distribuição ao longo do tempo, as espécies mais antigas de Phyllotini apresentam áreas de ocorrência maiores, ao passo que, as espécies da tribo Thomasomyini parecem demonstrar uma tendência contrária a Phyllotini, ou seja, as espécies mais recentes aparentemente possuem áreas de ocorrência maiores que as mais antigas.

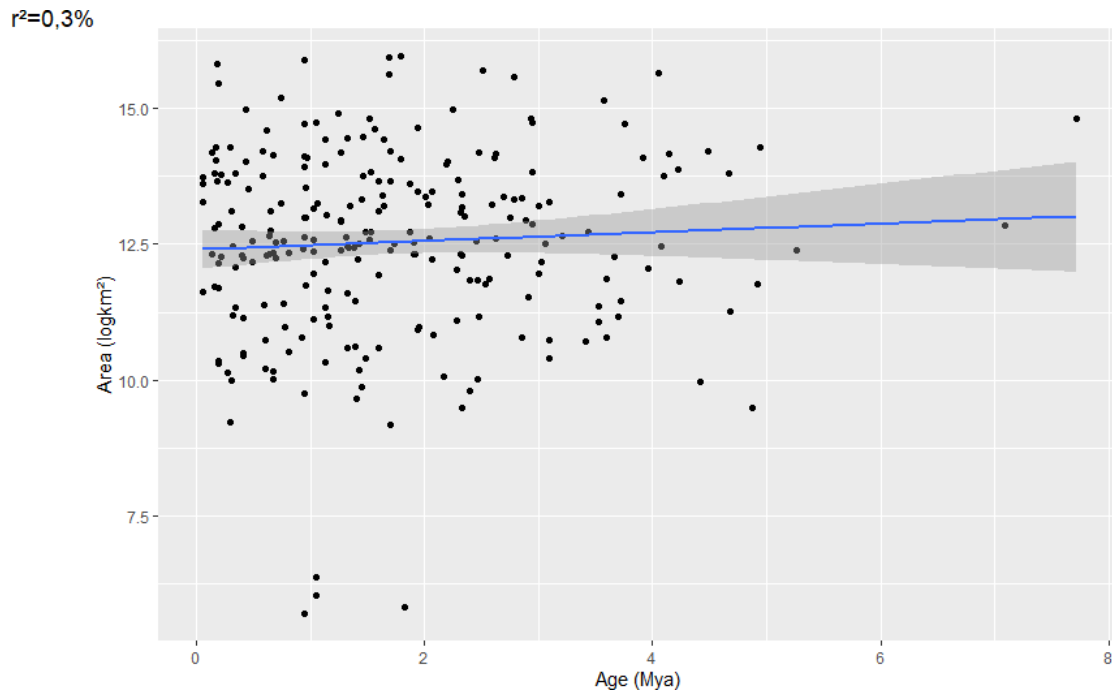


Figura.3. Gráfico de dispersão obtido para a subfamília Sigmodontinae através de uma análise de regressão linear simples entre a área de ocorrência e a idade das espécies.

Para a espécies de tribo Phyllotini parece que as mais antigas tiveram alguma vantagem sobre as mais recentes no que diz respeito a colonização de áreas maiores, pois teriam tido mais tempo para se dispersarem e expandirem.

Já as espécies de Thomasomyini não parecem seguir o mesmo processo que as espécies de Phyllotini, então para estas primeiras a variável tempo não refletiu uma vantagem para as espécies mais antigas, dando-as um período maior para se dispersarem e colonizarem áreas maiores.

No entanto, ainda que as espécies da tribo Phyllotini e Thomasomyini tenham apresentado essa tendência ao modelo idade-área, com base nos valores de r^2 , sendo estes baixíssimos, os resultados não são suficientes para determinar efetivamente que estas duas tribos se enquadram dentro do modelo, uma vez que, todo restante da subfamília Sigmodontinae apresentou o modelo idiossincrático. Além disso, a própria filogenia não sustenta que haveria algo na história evolutiva destas duas tribos que sugerisse um modelo que se dista tanto do modelo geral encontrado para a subfamília com base nos resultados obtidos nesse estudo.

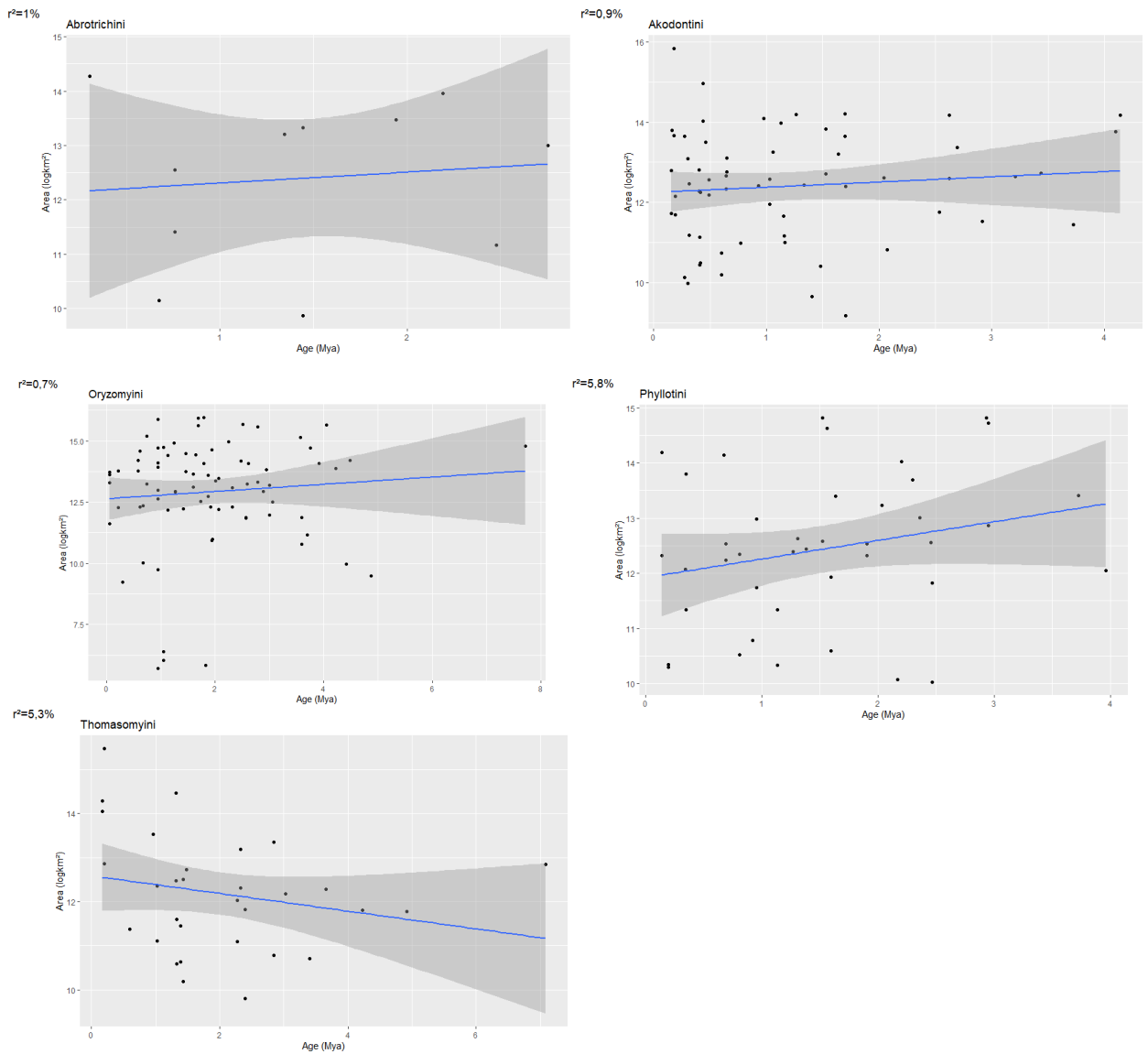


Figura.4. Gráfico de dispersão obtido através de uma análise de regressão linear simples entre área de ocorrência e idade das espécies para as tribos de sigmodoníneos: Abrotrichini, Akodontini, Oryzomyini, Phyllotini e Thomasomyini.

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados obtidos neste estudo, o modelo idiosincrático para sigmodontíneos nos mostra que não há relação entre a idade das espécies e as áreas ocorrência respectivas. Com isso, as espécies mais antigas não tiveram vantagem sobre às mais recentes na colonização das áreas em função de que tiveram um tempo maior para se dispersar no ambiente.

No entanto, a tendência encontrada para as tribos Phyllotini e Thomazini, apesar do r^2 baixo, faz-nos levar em consideração outras variáveis, tais como tamanho corporal, taxas de especiação e extinção, dieta, hábito de vida, nicho, habitat, etc. para futuros estudos sobre a colonização e conquista do Neotrópico pelos Sigmodontinae.

Além disso, o amplo gradiente de hábitos de vida, dieta, nicho, habitat, longitude e altitude, tamanho corporal, permite refletir como esta subfamília, oriunda da América do Norte, conseguiu obter tal sucesso evolutivo e ecológico ao se adaptar e se estabelecer em diferentes condições ambientais ao longo de todo Neotrópico. Por esse motivo, também, os sigmodontíneos são um excelente modelo de estudo para compreendermos aspectos macroevolutivos de mamíferos, e talvez até para outros grupos de vertebrados (principalmente terrestres), e aplicarmos as mesmas abordagens aos demais grupos de taxonômicos.

Com isso, e acerca da história evolutiva dos camundongos do Novo Mundo, o que vemos hoje é um reflexo de sucessivos eventos do passado e entender mais a fundo tais eventos, nos permitirá ter um vislumbre de como foi a conquista do neotrópico pelos sigmodontíneos.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

GASTON, K. J. Biodiversity and extinction: The dynamics of geographic range size. **Progress in Physical Geography**, v. 32, n. 6, p. 678–683, 2008.

GONÇALVES, P. R. et al. Unraveling Deep Branches of the Sigmodontinae Tree (Rodentia: Cricetidae) in Eastern South America. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 27, n. 1, p. 139–160, 1 mar. 2020.

LEITE, R. N. et al. In the wake of invasion: Tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). **PLoS ONE**, v. 9, n. 6, 25 jun. 2014.

MAESTRI, R. et al. The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? **Evolution**, v. 71, n. 3, p. 610–632, 1 mar. 2017.

MAESTRI, R.; PATTERSON, B. D. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, 1 mar. 2016.

MAESTRI, R.; UPHAM, N. S.; PATTERSON, B. D. Tracing the diversification history of a Neogene rodent invasion into South America. **Ecography**, v. 42, n. 4, p. 683–695, 1 abr. 2019.

PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; Guillermo D'ELÍA, G. Mammals of South America, Volume 2: Rodents. **University of Chicago Press**, v. 2, p. 63-684. 9 mar. 2015

MARSHALL, L.G. et al. Calibration of the Great American Interchange. *Science*. publicação, 204. vol. 1979.

VILELA, J. F. et al. Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 52, n. 3, p. 249–256, 2014.

Weber, M.M., Figueiredo, M.S.L. (2022). Age-Area Relationships in American Marsupials: A Macroevolutionary Approach. In: Cáceres, N.C., Dickman, C.R. (eds) *American and Australasian Marsupials*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-88800-8_12-2

5. ANEXOS

5.1. Lista de espécies

Tribo	Espécie
Abrotrichini	<i>Notiomys_edwardsii</i>
Abrotrichini	<i>Pearsonomys _annectens</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_olivaceus</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_hershkovitzi</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_lanosus</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_sanborni</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_andinus</i>
Abrotrichini	<i>Geoxus_valdivianus</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_jeslkii</i>
Abrotrichini	<i>Abrothrix_longilipis</i>
Abrotrichini	<i>Chelemys_megalonyx</i>
Akodontini	<i>Bibimys_chacoensis</i>
Akodontini	<i>Brucepattersonius_igniventris</i>
Akodontini	<i>Bibimys_labiosus</i>
Akodontini	<i>Akodon_dolores</i>
Akodontini	<i>Necromys_lasiurus</i>
Akodontini	<i>Necromys_lenguarum</i>
Akodontini	<i>Brucepattersonius_iheringi</i>
Akodontini	<i>Brucepattersonius_soricinus</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_josei</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_rufus</i>
Akodontini	<i>Akodon_mystax</i>
Akodontini	<i>Akodon_paranaensis</i>
Akodontini	<i>Akodon_fumeus</i>
Akodontini	<i>Akodon_kofordi</i>
Akodontini	<i>Akodon_boliviensis</i>
Akodontini	<i>Akodon_spegazzinii</i>
Akodontini	<i>Akodon_budini</i>
Akodontini	<i>Akodon_siberiae</i>
Akodontini	<i>Akodon_mollis</i>
Akodontini	<i>Akodon_orophilus</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_amazonicus</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_delator</i>
Akodontini	<i>Akodon_toba</i>
Akodontini	<i>Akodon_simulator</i>
Akodontini	<i>Akodon_varius</i>
Akodontini	<i>Akodon_polopi</i>
Akodontini	<i>Akodon_sylvanus</i>
Akodontini	<i>Akodon_lutescens</i>
Akodontini	<i>Akodon_subfuscus</i>
Akodontini	<i>Scapteromys_aquaticus</i>

Akodontini	<i>Scapteromys_tumidus</i>
Akodontini	<i>Akodon_torques</i>
Akodontini	<i>Akodon_dayi</i>
Akodontini	<i>Akodon_montensis</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_hiska</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_paramensis</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_quaestor</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_dasytrichus</i>
Akodontini	<i>Akodon_juninensis</i>
Akodontini	<i>Akodon_reigi</i>
Akodontini	<i>Akodon_affinis</i>
Akodontini	<i>Akodon_azarae</i>
Akodontini	<i>Akodon_aerosus</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_wayku</i>
Akodontini	<i>Oxymycterus_nasutus</i>
Akodontini	<i>Akodon_cursor</i>
Akodontini	<i>Akodon_iniscatus</i>
Akodontini	<i>Thalpomys_cerradensis</i>
Akodontini	<i>Thalpomys_lasiotis</i>
Akodontini	<i>Akodon_lindberghi</i>
Akodontini	<i>Akodon_philipmyersi</i>
Akodontini	<i>Akodon_albiventer</i>
Akodontini	<i>Necomys_obscurus</i>
Akodontini	<i>Juscelinomys_huanchacae</i>
Akodontini	<i>Necomys_urichi</i>
Akodontini	<i>Necomys_lactens</i>
Akodontini	<i>Blarinomys_breviceps</i>
Akodontini	<i>Akodon_mimus</i>
Akodontini	<i>Necomys_amoenus</i>
Akodontini	<i>Deltamys_kempi</i>
Akodontini	<i>Lenoxus_apicalis</i>
Akodontini	<i>Thaptomys_nigrita</i>
Akodontini	<i>Kunsia_tomentosus</i>
Ichthyomyini	<i>Neusticomys_monticolus</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Neomicroxus_latebricola</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Punomys_kofordi</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Delomys_dorsalis</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Delomys_sublineatus</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Juliomys_rimofrons</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Juliomys_pictipes</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Juliomys_ossitenuis</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Andinomys_edax</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Euneomys_chinchilloides</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Euneomys_mordax</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Neotomys_ebriosus</i>
<i>Incertae sedis</i>	<i>Irenomys_tarsalis</i>
Oryzomyini	<i>Mindomys_hammondi</i>
Oryzomyini	<i>Microakodontomys_transitorius</i>

Oryzomyini	<i>Neacomys_dubosti</i>
Oryzomyini	<i>Neacomys_minutus</i>
Oryzomyini	<i>Neacomys_musseri</i>
Oryzomyini	<i>Nesoryzomys_narboroughi</i>
Oryzomyini	<i>Neacomys_paracou</i>
Oryzomyini	<i>Scolomys_ucayalensis</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_subflavus</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_vivoi</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_brendae</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_destructor</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_magellanicus</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_longicaudatus</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_goytaca</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_catherinae</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_concolor</i>
Oryzomyini	<i>Hylaeamys_acritus</i>
Oryzomyini	<i>Hylaeamys_perenensis</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_andinus</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_fornesi</i>
Oryzomyini	<i>Neacomys_spinosus</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_langguthi</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_nigripes</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_stramineus</i>
Oryzomyini	<i>Nephelomys_keaysi</i>
Oryzomyini	<i>Aegialomys_galapagoensis</i>
Oryzomyini	<i>Aegialomys_xantheolus</i>
Oryzomyini	<i>Holochilus_chacarius</i>
Oryzomyini	<i>Holochilus_sciureus</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_scotti</i>
Oryzomyini	<i>Nesoryzomys_fernandinae</i>
Oryzomyini	<i>Nesoryzomys_swarthi</i>
Oryzomyini	<i>Euryoryzomys_lamia</i>
Oryzomyini	<i>Euryoryzomys_nitidus</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_flavescens</i>
Oryzomyini	<i>Melanomys_caliginosus</i>
Oryzomyini	<i>Sigmodontomys_alfari</i>
Oryzomyini	<i>Lundomys_molitor</i>
Oryzomyini	<i>Nectomys_apicalis</i>
Oryzomyini	<i>Nectomys_squamipes</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_chacoensis</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_rupestris</i>
Oryzomyini	<i>Euryoryzomys_russatus</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_bicolor</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_roberti</i>
Oryzomyini	<i>Hylaeamys_laticeps</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_superans</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_trinitatis</i>
Oryzomyini	<i>Microryzomys_minutus</i>

Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_moojeni</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_maracajuensis</i>
Oryzomyini	<i>Cerradomys_marinhos</i>
Oryzomyini	<i>Oryzomys_couesi</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_cleberi</i>
Oryzomyini	<i>Transandinomys_bolivaris</i>
Oryzomyini	<i>Transandinomys_talamancae</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_paricola</i>
Oryzomyini	<i>Neacomys_guiane</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_mamorae</i>
Oryzomyini	<i>Hylaeamys_megacephalus</i>
Oryzomyini	<i>Nephelomys_albigularis</i>
Oryzomyini	<i>Nephelomys_levipes</i>
Oryzomyini	<i>Holochilus_brasiliensis</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_auyantepui</i>
Oryzomyini	<i>Euryoryzomys_emmonsae</i>
Oryzomyini	<i>Euryoryzomys_macconnelli</i>
Oryzomyini	<i>Handleyomys_alfaroi</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_rutilus</i>
Oryzomyini	<i>Scolomys_melanops</i>
Oryzomyini	<i>Pseudoryzomys_simplex</i>
Oryzomyini	<i>Drymoreomys_albimaculatus</i>
Oryzomyini	<i>Eremoryzomys_polius</i>
Oryzomyini	<i>Oreoryzomys_balneator</i>
Oryzomyini	<i>Oligoryzomys_microtis</i>
Oryzomyini	<i>Oecomys_rex</i>
Oryzomyini	<i>Hylaeamys_yunganus</i>
Oryzomyini	<i>Sooretamys_angouya</i>
Oryzomyini	<i>Handleyomys_intectus</i>
Oryzomyini	<i>Zygodontomys_brevicaudata</i>
Phyllotini	<i>Salinomys_delicatus</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_limatus</i>
Phyllotini	<i>Calomys_callosus</i>
Phyllotini	<i>Calomys_tocantinsi</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_alisosiensis</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_anitae</i>
Phyllotini	<i>Calomys_venustus</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_bolsonensis</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_typus</i>
Phyllotini	<i>Graomys_griseoflavus</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_moreni</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_puerulus</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_amicus</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_gerbillus</i>
Phyllotini	<i>Calomys_cerqueirai</i>
Phyllotini	<i>Auliscomys_boliviensis</i>
Phyllotini	<i>Auliscomys_pictus</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_bonariensis</i>

Phyllotini	<i>Phyllotis_caprinus</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_hirtipes</i>
Phyllotini	<i>Graomys_domorum</i>
Phyllotini	<i>Calomys_musculus</i>
Phyllotini	<i>Calomys_sorellus</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_xanthopygus</i>
Phyllotini	<i>Tapecomys_primus</i>
Phyllotini	<i>Tapecomys_wolffsohni</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_morgani</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_darwini</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_magister</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_osilae</i>
Phyllotini	<i>Eligmodontia_dunaris</i>
Phyllotini	<i>Calomys_expulsus</i>
Phyllotini	<i>Calomys_lepidus</i>
Phyllotini	<i>Auliscomys_sublimis</i>
Phyllotini	<i>Phyllotis_andium</i>
Phyllotini	<i>Andalgalomys_olrogii</i>
Phyllotini	<i>Andalgalomys_pearsoni</i>
Phyllotini	<i>Calomys_tener</i>
Phyllotini	<i>Calomys_hummelincki</i>
Phyllotini	<i>Calomys_laucha</i>
Phyllotini	<i>Loxodontomys_micropus</i>
Sigmodontini	<i>Sigmodon_peruanus</i>
Sigmodontini	<i>Sigmodon_alstoni</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_emiliae</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_nitela</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_gardneri</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_leucodactylus</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_ipukensis</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_mastacalis</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_baeops</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_ischyurus</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_cariri</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_macrurus</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_itoan</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_tribei</i>
Thomasomyini	<i>Rhagomys_longilingua</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_andersoni</i>
Thomasomyini	<i>Aepeomys_lugens</i>
Thomasomyini	<i>Chilomys_instans</i>
Thomasomyini	<i>Rhipidomys_latimanus</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_caudivarius</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_cinnamomeus</i>
Thomasomyini	<i>Wiedomys_cerradensis</i>
Thomasomyini	<i>Wiedomys_pyrrhorhinus</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_daphne</i>
Thomasomyini	<i>Thomasomys_erro</i>

Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini
Thomasomyini

Thomasomys_aureus
Thomasomys_ladewi
Thomasomys_notatus
Thomasomys_gracilis
Thomasomys_oreas
Rhipidomys_macconnelli
Rhipidomys_wetzeli
Rhagomys_rufescens
