



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**Variação geográfica em *Caluromys lanatus*
(Olfers, 1818) e *Caluromys derbianus*
(Waterhouse, 1841)**

Raul Alves da Fonseca

Recife, Fevereiro 2010

Raul Alves da Fonseca

**Varição geográfica em *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) e
Caluromys derbianus (Waterhouse, 1841)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas na área de Biologia Animal.

Orientador: Dr. Diego Astúa de Moraes

Recife, Fevereiro 2010

Fonseca, Raul Alves da
Variação geográfica em *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) e *Caluromys derbianus* (Waterhouse, 1841) / Raul Alves da Fonseca. – Recife: O Autor, 2010.

62 folhas : Il., fig., tab.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Pós-Graduação em Biologia Animal, 2010.

Inclui bibliografia.

1. Mamífero 2. Marsupialia 3. Classificação animal 4. Biogeografia I. Título.

599.2

CDD (22.ed.)

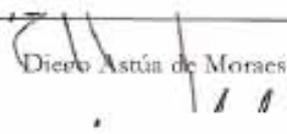
UFPE/ CCB – 2010- 079

Raul Fonseca

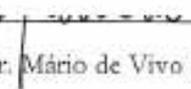
Variação geográfica em *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) e
Caluromys derbianus (Waterhouse, 1841)

Banca examinadora:

Orientador:


Diogo Astúria de Moraes (IIPPF)

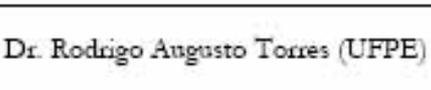
Membros titulares:


Dr. Mário de Vivo (MUSP)

Dra. Leonora Pires Costa (UFES)

Dr. Martín Alejandro Montes (UFRPE – Campus Serra Talhada)

Membros suplentes:


Dr. Rodrigo Augusto Torres (UFPE)

Dr. Alexandre Ramlo Torres Palma (UFPB)

Recife, Fevereiro 2010

A todos que me apoiaram, direta ou indiretamente,
seja com um ensinamento, seja com um sorriso.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela concessão da bolsa de mestrado, como também à FAPESP pela bolsa de doutorado e à American Society of Mammalogists pelo grants-in-Aid of Research, ambos ao orientador, que permitiram a coleta da maioria do material utilizado neste trabalho.

Aos curadores, técnicos e colaboradores das coleções examinadas, pelo acesso ao material pelos esforços constantes na conservação dos espécimes depositados: Robert Voss, Nancy Simons e Darrin Lunde (AMNH), Chris Conroy (MVZ), Bruce Patterson e Michi Schulenberg (FMNH), Robert Timm (KU); Alfred Gardner, Linda Gordon e Craig Ludwig (USNM), Mark Hafner (LSUMZ); Leonora Costa, Yuri Leite e Bárbara Andrade (UFMG), Eleonore Zatz e Elisabeth (Unicamp), João Alves de Oliveira, Luis Flammarion B. de Oliveira, Leandro Salles, Sergio Maia e Stella Franco (MN), Mário de Vivo e Juliana Barros (MZUSP); Suely Aparecida Marques-Aguiar, João Alberto, Celso e Geraldo (MPEG); Gilda Tebet, Teresa Cristina Margarido e Tião (MHNCI); Nilton Cáceres e Renata Azambuja (UFSM); David Flores (MACN); Jorge Salazar-Bravo e Bill Gannon (MSB); Víctor Pacheco e Elena Vivar Pinares (MUMS).

Ao meu orientador, pela confiança desde a seleção de estágio no final da minha graduação. Pelo apoio, sinceridade, amizade e pelo exemplo pessoal e profissional que direciona não somente a mim como a cada um de seus alunos. Também pelas “broncas” e cobranças que, mesmo eu não tendo gostado em vários momentos, sempre tive a certeza que elas somente aconteceram pela confiança no meu trabalho e na certeza da minha capacidade. Espero conseguir ser ao menos metade do profissional que você é.

À Isabella Bandeira, porque quis o destino que ela não fosse aprovada na sua primeira seleção de mestrado para poder dividir todas as alegrias e problemas comigo durante esses dois anos. Pela paciência de discutir comigo todos os detalhes de nossas dissertações, por me ensinar os detalhes do MorphoJ, por saber ouvir minhas opiniões e dúvidas sobre vários assuntos morfométricos e estatísticos e “puxar minha orelha” quando percebia que eu estava indo no caminho errado, mas principalmente, pelas relaxadas conversas regadas a cerveja gelada (em Recife, Rio, Minas, em nosso “mochilão” pela Argentina e onde mais tivesse um bar). Minha irmã e “companheira de cela”, sou eternamente grato.

À Família do Laboratório de Mastozoologia - UF: Elis (Damasceno?), Carol(zete), Dani (infartúnio)(sem esquecer das gêmeas Bia e Clara), Taci, Rafael (dalit), Patrícia, Thaís e Paulo Asfora (agora membro externo). Não tive a oportunidade de agradecer publicamente na graduação, mas agora está registrado. Também meu agradecimento à Juli Corrêa, a entomóloga que mais entende de coleção de mamífero que eu conheço! Obrigado pelas festas-surpresa, pelas viagens, pelas discussões científicas ou sobre qualquer assunto em mente, enfim, por me aturar durante tanto tempo no laboratório. Um agradecimento

especial à Patrícia e Rafael, pela leitura e sugestões no desenvolvimento dessa dissertação e à Elis, pelas ricas discussões biogeográficas.

A cada um da turma de mestrado 2008-2010: Tosta, Priscila, André, Liany, Carla Clarissa, Mariana, Bárbara, Débora, Elô, Mônica, Érika e Kaynara. Pelos vários debates científicos, momentos de alegria, vatapás, cervejas, risadas, brigas. Vocês me mostraram como é difícil, mas também como é única a experiência de conviver com pessoas tão diferentes e mesmo assim, tão integradas, como pude perceber em vários momentos desses dois curtos anos (como exemplo, Petrolândia e a organização da Semana de Biologia Animal), como também por me ensinarem um pouco sobre cada área de atuação, o que com certeza soma conhecimento para me formar um profissional mais completo. Sinto-me extremamente orgulhoso por ter sido representante e ter feito parte de uma turma especial, pessoal e profissionalmente.

Aos professores do PPGBA, pelo exemplo profissional e pela disposição constante em manter a qualidade desse programa e de seus discentes, como também pela amizade e o “futebol” de vez em quando, porque ninguém é de ferro. Espero algum dia colaborar mais do que apenas com a presença discente nas reuniões de colegiado. Não podendo esquecer Ana Fraga, sempre competente nos prazos e documentos e que por conta disso, quase sempre atendeu com o básico: “só um minutinho, estou muito ocupada”. Obrigado pela dedicação e esforço.

À Ana Paula Carmignotto pelo envio de referências raras de descrições de *Caluromys*. À Elisandra Chiquito, pela amizade e pela extensa bibliografia disponibilizada e várias discussões biogeográficas via *Skype*, no *link* Piracicaba - Recife.

À Angélica Uejima, pela amizade e por ter me apresentado ao pessoal da Toca (Gledson, Urubatan, Fernando Straube e cia.) que me hospedaram de forma calorosa em Curitiba. Espero poder retribuí-los algum dia.

Aos amigos, que sempre (ou quase) entenderam minha ausência cada vez mais freqüente. Aos amigos (quase irmãos) de Santos, que me acolheram em minha breve passagem naquela cidade e apoiaram minhas decisões, mesmo quando escolhi retornar.

Aos meus pais, Valdir e Telma, pelo amor, atenção, afeto, pelo esforço diário para me proporcionar a melhor formação pessoal e profissional possível e por serem exemplos como pais e cidadãos que certamente moldaram a pessoa que sou hoje. À minha irmã, Laura, pela certeza da amizade incondicional, ontem, hoje e sempre.

À Elayne, pela total e irrestrita confiança, apoio, amor e carinho. Por nunca me deixar desanimar, mesmo quando eu tinha reais motivos. Agradeço todos os dias sua presença ao meu lado.

E mais importante, a Deus, por ter posto em meu caminho todos os que estão nesta pequena lista de agradecimentos (e aos que porventura tenha esquecido) como também pela força e conforto espiritual em todos os momentos dessa jornada.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
INTRODUÇÃO	1
O gênero <i>Caluromys</i>	1
Variação geográfica	3
Morfometria Geométrica	4
Objetivo e Justificativa	6
Referências	8
MANUSCRITO a ser enviado à revista Acta Theriologica.....	13
RESUMO	14
ABSTRACT.....	15
INTRODUÇÃO.....	16
MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
Morfometria Geométrica.....	17
Populações.....	19
Análises estatísticas	20
Distâncias geográficas e variação morfológica	20
RESULTADOS.....	21
Dimorfismo sexual.....	21
Variação geográfica em <i>Caluromys derbianus</i>	22
Tamanho.....	22
Forma.....	22
Variação geográfica em <i>Caluromys lanatus</i>	23
Tamanho	23

Forma	23
Distâncias morfológicas e diferenciação geográfica entre populações	24
DISCUSSÃO.....	25
<i>Caluromys derbianus</i>	25
<i>Caluromys lanatus</i>	27
Relações entre distribuição geográfica e variação morfológica	30
Referências.....	32
TABELAS.....	41
FIGURAS.....	51
LISTA DE ESPÉCIMES.....	59
Normas para publicação – ACTA THERIOLOGICA	63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Descrição das estruturas morfológicas definidas para a digitalização dos marcos anatômicos, baseadas em Wible (2003)	41
Tabela 2: Resultados da ANOVA calculada com os tamanhos de centróide entre as populações de <i>Caluromys lanatus</i> . Em negrito os valores significativos.....	46
Tabela 3: Distâncias de Procrustes entre os indivíduos de cada grupo morfológico distinto e entre cada grupo de <i>Caluromys derbianus</i> e comparação das distâncias entre espécies de <i>Caluromys</i> (valores multiplicados por 10^{-3})	47
Tabela 4: Distâncias de Procrustes entre os indivíduos de cada grupo morfológico distinto e entre cada grupo de <i>Caluromys lanatus</i> e comparação das distâncias entre espécies de <i>Caluromys</i> (valores multiplicados por 10^{-3})	49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Marcos anatômicos digitalizados no crânio e mandíbula. Escala equivale a 1 cm. Para cada crânio são apresentados os esquemas formados por determinados marcos ligados entre si, para facilitar a visualização nas figuras subseqüentes.....	51
Figura 2: Distribuição geográfica da amostra de <i>Caluromys derbianus</i> e suas populações: México; Belize – Honduras; Nicarágua; Costa Rica; Panamá Norte; Panamá Sul; Colômbia; Equador – Peru	52
Figura 3: Distribuição geográfica da amostra de <i>Caluromys lanatus</i> e suas populações: Tapajós; Guiana; Brasil Sul; Bolívia; Venezuela Sul; Rondônia; Colômbia - Venezuela; Brasil Central; Inambari; Colômbia Central.....	53
Figura 4: Escores das variáveis canônicas para vista lateral de <i>C. derbianus</i>	54
Figura 5: Escores das variáveis canônicas para mandíbula de <i>C. derbianus</i>	55
Figura 6: Variação clinal do tamanho de centróide entre as populações de <i>C. lanatus</i>	56
Figura 7: Escores das variáveis canônicas para vista ventral de <i>C. lanatus</i>	57
Figura 8: Escores das variáveis canônicas para mandíbula de <i>C. lanatus</i>	58

INTRODUÇÃO

Dentre as sete ordens de marsupiais existentes atualmente, três são encontradas na América do Sul: Paucituberculata Ameghino, 1894, compreendendo uma família (Caenolestidae) e três gêneros (*Rhyncholestes*, *Caenolestes* e *Lestoros*); Microbiotheriidae Ameghino 1887, com apenas uma família, Microbiotheriidae e um gênero monoespecífico, *Dromiciops gliroides*; e Didelphimorphia Gill, 1872, que apresenta maior diversidade dentre as ordens de marsupiais neotropicais com uma família (Didelphidae) constituída de 95 espécies classificadas em 19 gêneros (Springer, Kirsch *et al.*, 1997; Gardner, 2008), entre eles o gênero *Caluromys*.

O gênero *Caluromys*

Caluromys, proposto por Allen (1900) com agrupamento dos gêneros *Sarigua* e *Philander* (considerados por ele como sinônimos de *Didelphis*) é classificado na família Didelphidae e subfamília Caluromyinae, da qual também faz parte o gênero *Caluromysiops* Sanborn, 1951 (Voss e Jansa, 2009). Este gênero compreende dois subgêneros e três espécies: *Caluromys* Allen, 1900 representado por *Caluromys philander* e *Mallodelphys* Thomas, 1920, constituído por *Caluromys derbianus* e *Caluromys lanatus* (Voss e Jansa, 2009).

Os membros do gênero são caracterizados pela pelagem lanosa, cauda preênsil, olhos grandes e uma faixa de pêlos escura localizada no meio do rosto que segue do focinho até acima da linha dos olhos (Bucher e Hoffmann, 1980). São arborícolas, noturnos (Goodwin, 1946; Emmons e Feer, 1997) e é considerado um dos mais frugívoros, tendo frutos como componente mais presente em sua dieta (Astúa De Moraes, Santori *et al.*, 2003).

O monofiletismo do gênero e a posição basal aos demais didelfídeos é sugerida e corroborada por diversos trabalhos com dados morfológicos (Creighton, 1984; Reig, Kirsch *et al.*, 1987; Flores, 2009) e genéticos (Kirsch e Palma, 1995; Kirsch, Lapointe *et al.*, 1997; Burk, Westerman *et al.*, 1999; Jansa e Voss, 2000; Voss e Jansa, 2009), mesmo que com algumas exceções (Tate, 1933; Patton, Reis *et al.*, 1996).

Apesar do registro mais antigo do gênero *Caluromys* datar do início do Pleistoceno, há cerca de um milhão de anos (Marshall, 1982), os registros fósseis tanto de *Caluromys derbianus* quanto *Caluromys lanatus* são mais recentes, datados do fim do Pleistoceno e início do Holoceno, cerca de 10 mil anos atrás (Reig, Kirsch *et al.*, 1987; Cartelle, 1999). No entanto, a datação fóssil de *C. derbianus* é controversa, pois é possível que Reig *et al.* (1987) tenham se equivocado em classificar *Didelphis lanigera* de Lagoa Santa – MG (Winge, 1893) como *Caluromys derbianus* ao contrário da classificação corrente como *Caluromys lanatus* (Gardner, 2008).

A distribuição geográfica de *Caluromys derbianus* abrange desde o sul do México ao sul do Equador e norte do Peru (Bucher e Hoffmann, 1980; Brown, 2004) com localidade-tipo no departamento Valle Cauca, Colômbia (Bucher e Hoffmann, 1980). Sete subespécies (com respectivas localidades-tipo) são reconhecidas para esta espécie, de acordo com Bucher e Hoffmann (1980): *C. d. aztecus* (Thomas, 1913; México), *C. d. canus* (Matschie, 1917; Nicarágua), *C. d. centralis* (Hollister, 1914; Costa Rica), *C. d. fervidus* (Thomas, 1913; Guatemala), *C. d. pallidus* (Thomas, 1899; Panamá), *C. d. nauticus* (Thomas, 1913; Panamá) e *C. d. derbianus* (Waterhouse, 1841; Colômbia).

A distribuição geográfica de *Caluromys lanatus* é mais extensa, cobrindo do norte da Venezuela até o sul do Brasil, não sendo encontrado apenas no Chile, Uruguai e nordeste brasileiro (Cáceres e Carmignotto, 2006; Gardner, 2008). A localidade-tipo da espécie é

Caazapá, departamento de Caazapá – Paraguai (Cabrera, 1916). Ao longo da distribuição geográfica dessa espécie são reconhecidas quatro subespécies (Cabrera, 1958): *C. l. cicur* (Bangs, 1898; Venezuela), *C. l. ornatus* (Tschudi, 1845; Peru), *C. l. ochropus* (Wagner, 1842; Brasil) e *C. l. lanatus* (Olfers, 1818; Brasil).

Gardner (2008) sugere que, com a avaliação dos espécimes e suas distribuições geográficas seja necessário o reconhecimento de mais duas subespécies: *C. l. nattereri* (Matschie, 1917; Brasil) – anteriormente considerada sinônimo de *C. l. lanatus* – e *C. l. vitalinus* (A. Miranda-Ribeiro, 1936; Brasil), classificado como sinônimo de *C. l. ochropus*.

Essa quantidade de subespécies em ambas as espécies pode ser explicada devido à classificação taxonômica baseada em morfologia externa, que naturalmente apresenta variação geográfica nessas espécies (Thomas, 1913; Goodwin, 1942), como coloração do corpo (branco “pálido”, marrom claro, ferrugíneo avermelhado, cinza claro), da face (de branco “amarronzado” a branco “acinzentado”), do dorso (marrom, cinza ou avermelhado), da cauda (de cinza “esbranquiçado” a “pálido enferrujado”, região sem pêlos marrom ou cinza) e patas (branca, amarelada, branco “acinzentado”, cinza a avermelhado) (Thomas, 1888; 1899; Allen, 1904; Thomas, 1913; Hollister, 1914).

Variação geográfica

Estudos realizados com diversas ordens de mamíferos, de roedores (Gonçalves e Oliveira, 2004; Lessa, Gonçalves *et al.*, 2005) e marsupiais (López-Fuster, Perez-Hernandez *et al.*, 2000; Silva, 2005) a felinos (Mazák, 2010), sugerem que a morfologia craniana varia geograficamente em mamíferos e parece não ser relacionada à extensão de suas respectivas distribuições geográficas.

A morfometria geométrica também vem sendo utilizada em estudos biogeográficos, com resultados que confirmam a variação geográfica craniana em mamíferos (Mullin, Pillay *et al.*, 2004; Oliveira, 2004; D'anatro e Lessa, 2006; Macholán, Mikula *et al.*, 2008) e alguns que sugerem reavaliação taxonômica de algumas espécies (Monteiro-Filho, Monteiro *et al.*, 2002; Reis, Duarte *et al.*, 2002b; a).

Morfometria Geométrica

As variações biométricas e suas relações com o desenvolvimento e evolução dos organismos há tempos fomenta estudos e discussões sobre a biodiversidade por pensadores e cientistas, desde Aristóteles a Darwin, chegando aos estudos atuais de filogeografia.

Essas pesquisas sobre tamanho e forma e suas inter-relações foram impulsionadas em 1917 por D'Arcy Thompson, onde seu trabalho *On growth and form* (Thompson, 1917) apresentou uma teoria que traria mudanças importantes no modo de analisar morfometricamente os organismos. Ele propôs a utilização de grades que se deformariam de acordo com as mudanças na morfologia das estruturas, para analisar as variações de forma de um organismo (ou estrutura).

A partir do final do século XX, os estudos morfométricos são divididos em dois grandes grupos: morfometria tradicional (ou linear) e morfometria geométrica.

A morfometria tradicional usa distâncias métricas entre estruturas homólogas. Essas distâncias lineares permitem a utilização dos resultados em análises estatísticas multivariadas como a estimativa de variação dentro das amostras (Adams, Rohlf *et al.*, 2004). Contudo, por não permitir a representação gráfica das formas estudadas, algumas

variações morfológicas menos notáveis podem ser perdidas, ou melhor, não observadas e conseqüentemente não analisadas (Adams, Rohlf *et al.*, 2004).

A morfometria geométrica, proposta inicialmente por Rohlf e Marcus (1993) vem, como indicado no título do trabalho proposto por eles, “revolucionar” os estudos morfométricos, com uma robusta abordagem que soma estatística multivariada e representações gráficas.

Um ramo dessa técnica utiliza marcos anatômicos (*landmarks*) definidos em pontos homólogos nas estruturas estudadas, os quais são classificados em três tipos (Bookstein, 1991; Monteiro e Reis, 1999):

Tipo 1: Justaposição de tecidos, onde os marcos são escolhidos na junção de três estruturas, como três ossos planos distintos;

Tipo 2: Pontos de máxima curvatura, onde os marcos são escolhidos em locais de maior curvatura de estruturas, como fossas e outros espaços preenchidos por músculos e outros tecidos. Apresentam boa informação morfológica, mas a determinação deles necessita de cuidados especiais e padronização do local de digitalização;

Tipo 3: Pontos extremos: este tipo de marco é utilizado tanto na morfometria geométrica quanto na tradicional e é caracterizado pela escolha de pontos extremos na estrutura, como marcos na extremidade rostral e caudal do crânio. Segundo Monteiro e Reis (1999), estes marcos já foram considerados pseudomarcos, pois trazem pouca informação biológica ou mesmo informação dúbia. Contudo, aliados os três tipos, há uma melhor cobertura da estrutura analisada e conseqüentemente, uma melhor captura das informações morfológicas.

A partir das coordenadas cartesianas dos marcos anatômicos calcula-se o centróide –o centro de massa de cada configuração – e o tamanho do centróide – a raiz quadrada da soma das distâncias ao quadrado entre cada marco e o centróide – ambos utilizados nas rotinas posteriores, necessárias para eliminar variáveis “indesejáveis” em estudos de forma (tamanho, orientação e posição das estruturas) (Zelditch, Swiderski *et al.*, 2004).

O próximo passo é a comparação de cada configuração de marcos com a configuração média ou de consenso. Dessa comparação são extraídas as variáveis de forma (componentes principais e deformações parciais) que representam numericamente a forma multivariada e são utilizadas em análises de forma.

Informações mais detalhadas sobre morfometria geométrica e estatística multivariada, desde significado de termos utilizados até detalhes matemáticos e estatísticos da técnica podem ser encontradas vários trabalhos (Neff e Marcus, 1980; Monteiro e Reis, 1999; Adams, Rohlf *et al.*, 2004; Zelditch, Swiderski *et al.*, 2004; Slice, 2007).

Objetivo e justificativa

O objetivo desse trabalho é analisar a variação morfológica do crânio e mandíbula de *Caluromys lanatus* e *Caluromys derbianus* ao longo de suas distribuições geográficas, com a utilização da morfometria geométrica. Dentro desse objetivo, tendo em vista a extensão da distribuição geográfica de cada espécie, avaliar a relação entre a distância geográfica entre as populações e a variação morfológica entre elas, detectar discontinuidades morfológicas (que possam indicar diferenciação específica) e tentar relacioná-las com possíveis discontinuidades na paisagem.

A ausência de estudos de variação geográfica craniana com o uso da morfometria geométrica em marsupiais didelfídeos e particularmente em *Caluromys*, aliada à variação geográfica craniana detectada para outra espécie do mesmo gênero, *Caluromys philander* (Caramaschi, 2005), indicativa da necessidade de reavaliação taxonômica, justificam a realização desse trabalho.

REFERÊNCIAS

ADAMS, D. C. *et al.* Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Hystrix (n.s)* [S.I.], v. 71, n. 1, p. 5-16, 2004.

ALLEN, J. A. Note on generic names *Didelphis* and *Philander*. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], v. 13, 1900.

_____. Mammals from southern Mexico and Central and South America. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], v. XX, p. 29-80, 1904.

ASTÚA DE MORAES, D. *et al.* Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphidae). In: JONES, M. E. *et al.* (Ed.). *Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. Collingwood: CSIRO Publishing, 2003. p. 221-237.

BOOKSTEIN, F. L. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

BROWN, B. E. Atlas of New World Marsupials. *Fieldiana - Zoology* [S.I.], p. 156-308, 2004.

BUCHER, J. E.; HOFFMANN, R. S. *Caluromys derbianus*. *Mammalian Species* [S.I.], v. 140, p. 1-4, 1980.

BURK, A. *et al.* An analysis of marsupial interordinal relationships based on 12S rRNA, tRNA Valine, 16S rRNA, and cytochrome b sequences. *Journal of Mammalian Evolution* [S.I.], v. 6, n. 4, p. 317-334, 1999.

CABRERA, A. El tipo de *Philander laniger* Desm. en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* [S.I.], v. 16, p. 514-517, 1916.

_____. Catalogo de los mamíferos de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas* [S.I.], v. 4, n. 1, p. 1-46, 1958.

CÁCERES, N. C.; CARMIGNOTTO, A. P. *Caluromys lanatus*. *Mammalian Species* [S.I.], v. 803, p. 1-6, 2006.

CARAMASCHI, F. P. *Variação geográfica em Caluromys phillander (Linnaeus, 1758) no Brasil (Didelphimorphia: Didelphidae)*. (2005). 58 f. MSc thesis, Museu Nacional / UFRJ, Rio de Janeiro, 2005.

CARTELLE, C. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. (Ed.). *Mammals of the Neotropics, the central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Chicago: University of Chicago press, 1999. p. 27-46.

CREIGHTON, G. K. *Systematic studies on opossums (Didelphidae) and rodents (Cricetidae)*. (1984). 216 f. PhD Thesis, University of Michigan (Michigan), 1984.

D'ANATRO, A.; LESSA, E. P. Geometric morphometrics analysis of geographic variation in the Rio Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* [S.I.], v. 72, n. 6, p. 288-298, 2006.

EMMONS, L. H.; FEER, F. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. 2nd. ed. Chicago: University of Chicago Press, 1997.

FLORES, D. A. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid marsupials. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], n. 320, p. 81, March, 17 2009.

GARDNER, A. L. Order Didelphimorphia: family Didelphidae. In: GARDNER, A. L. (Ed.). *Mammals of South America*. Chicago: The University of Chicago Press, 2008.

GONÇALVES, P. R.; OLIVEIRA, J. A. Morphological and genetic variation between two sympatric forms of oxymycterus (Rodentia : Sigmodontinae): An evaluation of hypotheses of differentiation within the genus. *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 85, n. 1, p. 148, 2004.

GOODWIN, G. G. Mammals of Honduras. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], v. 79, p. 107-195, 1942.

_____. Mammals of Costa Rica. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], v. 87, p. 271-474, 1946.

HOLLISTER, N. Four new mammals from tropical America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* [S.I.], v. 27, p. 103-106, 1914.

JANSA, S. A.; VOSS, R. S. Phylogenetic studies on Didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution* [S.I.], v. 7, n. 1, p. 43-77, 2000.

KIRSCH, J. A. W. *et al.* DNA-hybridization studies of marsupials and their implications for metatherian classification. *Australian Journal of Zoology* [S.I.], v. 45, p. 211-280, 1997.

KIRSCH, J. A. W.; PALMA, R. E. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials. V. A further estimate of relationships among Opossums (Marsupialia : Didelphidae). *Mammalia* [S.I.], v. 59, n. 3, p. 403-425, 1995.

LESSA, G. *et al.* Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). *Arquivos do Museu Nacional* [S.I.], v. 63, n. 1, p. 75-88, 2005.

LÓPEZ-FUSTER, M. J. *et al.* Effect of environment on skull-size variation in *Marmosa robinsoni* in Venezuela. *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 81, n. 3, p. 829, 2000.

MACHOLÁN, M. *et al.* Geographic phenetic variation of two eastern-Mediterranean non-commensal mouse species, *Mus macedonicus* and *M. cypriacus* (Rodentia: Muridae) based on traditional and geometric approaches to morphometrics. *Zoologischer Anzeiger* [S.I.], v. 247, p. 67-80, 2008.

MARSHALL, L. G. Evolution of South American marsupialia. In: MARES, M. A.; GENOWAYS, H. H. (Ed.). *Mammalian biology in South America*. Pittsburgh: University of Pittsburgh, 1982. p. 251-272. (Pymatuning Laboratory of Ecology, Special Publications).

MAZÁK, J. H. Craniometric variation in the tiger (*Panthera tigris*): Implications for pattern of diversity, taxonomy and conservation. *Mammalian Biology* [S.I.], v. 75, p. 45-68, 2010.

MONTEIRO-FILHO, E. L. A. *et al.* Skull shape and size divergence in dolphins of the genus *Sotalia*: A tridimensional morphometric analysis. *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 83, n. 1, p. 125, 2002.

MONTEIRO, L. R.; REIS, S. F. *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto: Holos Editora, 1999.

MULLIN, S. K. *et al.* Cranial variation and geographic patterns within the *Dasymys rufulus* complex (Rodentia : Muridae). *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 85, n. 5, p. 911, 2004.

NEFF, N. A.; MARCUS, L. F. *A survey of multivariate methods for systematics*. New York: American Museum of Natural History, 1980.

OLIVEIRA, L. R. *Variação geográfica do lobo-marinho sul-americano, *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) com base em dados morfológicos e moleculares*. (2004). 216 f. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.

PATTON, J. L. *et al.* Relationships among didelphid marsupials based on sequence variation in the mitochondrial cytochrome B gene. *Journal of Mammalian Evolution* [S.I.], v. 3, n. 1, p. 3-29, 1996.

REIG, O. A. *et al.* Systematic relationships of the living and Cenozoic american "opossum-like" marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene New World and European metatherians. In: ARCHER, M. (Ed.). *Possums and opossums: studies in evolution*. Sydney: Surrey Beatty & Sons and The Royal Zoological Society of New South Wales, 1987. p. 1-89.

REIS, S. F. *et al.* Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia : Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 83, n. 2, p. 333, 2002a.

_____. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia : Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy* [S.I.], v. 83, n. 2, p. 345, 2002b.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* [S.I.], v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.

SILVA, H. S. *Variação geográfica em *Metacbirus nudicaudatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) na Mata Atlântica*. (2005). 155 f. MSc thesis, Museu Nacional / UFRJ, Rio de Janeiro, 2005.

SLICE, D. E. Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.* [S.I.], v. 36, p. 261-281, 2007.

SPRINGER, M. S. *et al.* The chronicle of marsupial evolution. In: GIVNISH, T.; SYTSMA, K. (Ed.). *Molecular evolution and adaptive radiation*. NY: Cambridge Univ. Press, 1997. p. 129-161.

TATE, G. H. H. A systematic revision of the marsupial genus *Marmosa*, with a discussion of the adaptive radiation of the murine opossums (*Marmosa*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* [S.I.], v. 66, p. 1-250, 1933.

THOMAS, O. *Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the collection of the British Museum (Natural History)*. 1888. (Trustees of the British Museum (Natural History)).

_____. Descriptions of new Neotropical mammals. *Annals and Magazine of Natural History* [S.I.], v. 4, n. 7, p. 278-288, 1899.

_____. The geographical races of the woolly opossum (*Philander laniger*). *Annals and Magazine of Natural History* [S.I.], v. 12, n. 8, p. 358-361, 1913.

THOMPSON, D. A. W. *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press, 1917.

VOSS, R.; JANSA, S. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bulletin American Museum of Natural History* [S.I.], n. 322, June, 30 2009.

WINGE, H. *Jordfundne og Nulevende Pungdyr (Marsupialia) fra Lagon Santa, Minas Geraes, Brasilien*. Copenhagen, Denmark: H. Hagerups Boghandel, 1893. (2).

ZELDITCH, M. L. *et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Boston, MA: Elsevier Academic Press, 2004.

Manuscrito a ser enviado à revista Acta Theriologica

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA NAS CUÍCAS LANOSAS *CALUROMYS LANATUS* E *CALUROMYS*
DERBIANUS (DIDELPHIMORPHIA, DIDELPHIDAE)

RAUL FONSECA AND DIEGO ASTÚA

Laboratório de Mastozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego, s/n. Cidade Universitária. 50670-420 Recife, PE. Brasil. E-mail: diegoastua@ufpe.br (DA), raulfonseca.bio@gmail.com (RF).

RESUMO

A variação geográfica de *Caluromys derbianus* e *Caluromys lanatus* foi analisada com a morfometria geométrica. Os indivíduos foram classificados ao longo de cada distribuição geográfica (195 indivíduos de *C. derbianus* em oito populações; 125 espécimes de *C. lanatus* em 11 populações). Não foi verificado dimorfismo sexual de tamanho em ambas as espécies, seguindo as análises subseqüentes com os sexos agrupados. Em *C. derbianus* não foi verificado diferença significativa de tamanho, porém a variação de forma apontou a divergência entre populações ao norte e ao sul da Costa Rica, sobre a qual se sugere ser causada pelo isolamento geográfico por distância ou isolamento geográfico entre localidades elevadas separadas por áreas baixas entre Costa Rica e Nicarágua. Em *C. lanatus* o tamanho varia significativamente, havendo clina entre as populações ao longo dos Andes e quebra após a Bolívia, no sentido norte-sul. A variação de forma indicou a separação entre indivíduos do sul do Brasil e os demais, provavelmente por barreira ecológica causada por diferenças de cobertura vegetal entre áreas florestadas do sul do Brasil e da Bolívia. Correlação positiva entre distâncias morfológicas e geográficas foi observada apenas para *C. derbianus*, reforçando o isolamento por distância. A distância de Procrustes entre os grupos divergentes de ambas as espécies são semelhantes às distâncias entre espécies de *Caluromys*, indicando morfotipos distintos, necessitando análises moleculares e filogeográficas posteriores.

Palavras-chave: Biogeografia, marsupiais neotropicais, taxonomia, morfometria geométrica, Didelphidae.

ABSTRACT

The geographic variation in skull and mandible size and shape in *Caluromys derbianus* and *Caluromys lanatus* was analyzed using geometric morphometrics. Specimens were grouped in populations along their geographic distribution (195 *C. derbianus* specimens grouped in eight populations, and 125 specimens of *C. lanatus* in 11 populations). Sexual dimorphism was absent in both species so samples were pooled for subsequent analysis. There is no significant size difference between *C. derbianus* populations, but shape variation shows two morphologically divergent populations at the north and south of Costa Rica, possibly caused by isolation by distance or by variation between high altitudinal localities separated by low altitudinal among Costa Rica and Nicaragua. Size varies significantly in *C. lanatus*, with a clinal variation detected along peri-Amazonian populations, with a break of this pattern below Bolivia, north to south. Shape variation shows a morphological discontinuity between southern Brasil population and all others, possibly by ecological barriers caused by plant cover differences among forested areas of southern Brazil and Bolivia. A positive correlation between morphological and geographical distances was found only for *C. derbianus*, reinforcing an isolation by distance hypothesis. Procrustes distances between most morphological distinct groups in both species are similar to the distances between *Caluromys* species, indicating distinct morphotypes that may need specific status, if proven to be monophyletic units.

Keywords: Biogeography, New World marsupials, taxonomy, geometric morphometrics, biogeography, Didelphidae.

INTRODUÇÃO

Os organismos em geral apresentam algum tipo de diferenciação morfofisiológica relacionada a paisagens biogeográficas distintas, mesmo aqueles em que essa variação não é claramente notada (Thorpe 1987). Particularmente em mamíferos, estudos com roedores (Gonçalves and Oliveira 2004, Lessa *et al.* 2005), marsupiais (López-Fuster *et al.* 2000, Himes *et al.* 2008) e felinos (Mazák 2010), sugerem que representantes desse grupo geralmente apresentam variação morfológica ao longo de descontinuidades geográficas e ambientais.

A variação geográfica já relatada para marsupiais é observada tanto em caracteres fenotípicos como coloração de pelagem (Silva 2005) e caracteres morfológicos cranianos (Caramaschi 2005, Silva 2005, Lemos 2002) como também em nível molecular (Costa 2003, Steiner and Catzeflis 2004, Braun *et al.* 2005). Nas espécies do gênero *Caluromys*, características morfológicas externas são reconhecidas como variantes geograficamente, porém restritas e constantes em localidades geográficas (Goodwin 1942, Thomas 1913, Caramaschi 2005).

Essa diversidade fenotípica é refletida no número de subespécies (sete) reconhecidas ao longo da distribuição geográfica de *Caluromys derbianus*, do sul do México ao norte do Peru: *C.d.aztecus* (Thomas, 1913) (México), *C.d.canus* (Matschie, 1917) (Nicarágua), *C.d.centralis* (Hollister, 1914) (Costa Rica), *C.d.fervidus* (Thomas, 1913) (Guatemala), *C.d.pallidus* (Thomas, 1899) (norte do Panamá), *C.d.nauticus* (Thomas, 1913) (sul do Panamá) e *C.d.derbianus* (Waterhouse, 1841) (Colômbia) (Bucher and Hoffmann 1980). A mesma observação pode ser feita para *Caluromys lanatus*, que apresenta quatro subespécies reconhecidas, distribuídas do norte da Venezuela ao sul do Brasil (não encontrado apenas no Chile, Uruguai e nordeste brasileiro): *C.l.cicur* (Bangs, 1898) (Venezuela), *C.l.lornatus* (Tschudi, 1845) (Peru), *C.l.ochropus* (Wagner, 1842) (Brasil) e

C.l.lanatus (Olfers, 1818) (Brasil) (Cáceres and Carmignotto 2006). Nesta espécie, Gardner (2008) sugeriu recentemente o reconhecimento de mais duas subespécies, com base na reavaliação morfológica e distribuição geográfica de algumas populações: *C.l.nattereri* (Matschie, 1917) (Brasil) - antes considerada sinônimo de *C.l.lanatus* - e *C.l.vitalinus* (A. Miranda-Ribeiro, 1936) (Brasil), antes sinônimo de *C.l.ochropus*.

Diversos trabalhos já utilizaram a morfometria geométrica em estudos biogeográficos, cujos resultados confirmam a variação geográfica craniana em mamíferos (Mullin *et al.* 2004, Oliveira 2004, D'Anatro and Lessa 2006, Macholán *et al.* 2008) e a necessidade de reavaliação taxonômica de alguns grupos (Monteiro-Filho *et al.*, 2002, Reis *et al.*, 2002a;b) observações feitas através das informações morfológicas qualitativas e quantitativas obtidas com o uso dessa metodologia.

Assim, o objetivo proposto neste trabalho é analisar a variação morfológica do crânio e mandíbula de *Caluromys lanatus* e *Caluromys derbianus* ao longo das respectivas distribuições geográficas, com o uso da morfometria geométrica. A ausência de estudos semelhantes utilizando essa metodologia em marsupiais didelfídeos, aliada aos resultados obtidos para *Caluromys philander* (Caramaschi 2005), no qual foi detectada variação geográfica craniana que sugere a reavaliação taxonômica da espécie, justificam a realização desse trabalho.

MATERIAIS E MÉTODOS

Morfometria Geométrica

Foram utilizadas imagens das três vistas do crânio – dorsal, lateral e ventral – e vista lateral da mandíbula não danificadas de indivíduos adultos, com os três pré-molares e os quatro molares totalmente eclodidos (Tribe 1990, Astúa and Leiner 2008), provenientes das seguintes instituições: AMNH – American Museum of Natural History, Nova Iorque,

USA; FMNH – Field Museum, Chicago, Illinois, USA; KU – University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence, Kansas; LSUMZ - Louisiana State University, Museum of Natural Science, Louisiana, USA; MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernadino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MHNCI – Museu de História Natural Capão da Imbuía, Curitiba, Paraná, Brasil; MN – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil; MSB - Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, Novo México, USA; MUSM – Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de San Marcos, Peru; MVZ – Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, USA; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; UFMG – Coleção de mamíferos do Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil; USNM - National Museum of Natural History, Washington D.C., USA.

Marcos anatômicos foram digitalizados sobre as imagens usando o programa TPSDig (Rohlf 2006) com a preocupação de se escolher o máximo de marcos possíveis que representassem a forma do organismo e que não causassem duplicidade de informação ou quantidade excessiva de variáveis (Hingst-Zaher and Astúa De Moraes 2003). Apenas os marcos anatômicos que apresentaram maior grau de repetibilidade foram utilizados (ilustrados na figura 1 e descritos na tabela 1).

Após definição e digitalização dos marcos anatômicos, foi realizada uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), cuja rotina compreende a sobreposição, rotação e alinhamento das imagens sobre um centróide previamente calculado para cada configuração de marcos anatômicos, para eliminar efeitos de orientação e posição e os tamanhos de centróide (medida de tamanho calculada com base nas coordenadas dos marcos digitalizados e o respectivo centróide) isometricamente iguais a um, a fim de

eliminar efeitos de tamanho (Adams 2004). Dessa maneira, variáveis de tamanho (isométrico) e forma foram matematicamente separadas e possibilitaram uma análise mais completa da morfologia das estruturas.

A configuração dos marcos de cada indivíduo comparada com a configuração média ou de consenso, gerada na GPA, gerou as Deformações Parciais (*partial warps*), que representam numericamente a informação multivariada da forma das estruturas. Estas constituem as variáveis de forma usadas nas comparações de variação de forma subsequentes.

Populações

As coordenadas geográficas das localidades de cada indivíduo foram obtidas através das etiquetas e livros de tombo das coleções e museus, de gazetteers *on line* (UCSB 2004) e publicados (Paynter 1982, Stephens and Traylor 1983, Paynter 1989, Paynter and Traylor 1991, Paynter 1992, 1993, 1995, 1997).

As localidades foram agrupadas em populações, com base em características geográficas encontradas na distribuição de *Caluromys derbianus* e baseadas nos refúgios ecológicos publicados por Haffer (1969) e modificados em Borges (2007) para *Caluromys lanatus*.

Para *C. derbianus*, oito populações foram definidas compreendendo 195 indivíduos: México (n=13), Belize-Honduras (n=5), Nicarágua (n=65), Costa Rica (n=21), Panamá Norte (n=51), Panamá Sul (n=26), Colômbia (n=9), Equador-Peru (n=5) (figura 2).

Os 125 indivíduos de *C. lanatus* utilizados foram distribuídos em 11 populações: Brasil Sul (n=8), Brasil central (n=5), Bolívia (n=7), Colômbia central (n=10), Guiana (n=2), Inambari (n=40), Napo (n=20), Rondônia (n=7), Tapajós (n=7), Colômbia – Venezuela (n=11), Venezuela sul (n=8) (figura 3).

Análises Estatísticas

Para verificar a necessidade de separar as amostras populacionais por sexo ou a possibilidade de agrupá-las (o que aumentaria o tamanho amostral e robustez estatística às análises posteriores) foram analisados dimorfismo sexual de tamanho e forma através de teste- t e T^2 de Hotelling, respectivamente, em cada espécie.

Para analisar a variação de tamanho entre as populações, foram realizadas análises de variância (ANOVA) com os tamanhos de centróide dos indivíduos comparados entre as populações e teste de Tukey *a posteriori*.

A variação de forma entre as populações foi analisada através de análises de variáveis canônicas (CVA) com os conjuntos das deformações parciais, incluindo os componentes uniformes.

Como todas as análises foram feitas nas quatro vistas, foi necessário considerar como significativos apenas os valores de p abaixo de 0.0125, obtido após correção de Bonferroni ($p=0.05/4$).

Distâncias geográficas e variação morfológica

Para analisar a relação entre a extensão da distribuição geográfica e variação morfológica nas duas espécies, duas matrizes foram calculadas para cada vista, uma matriz de distâncias morfológicas (distâncias tangentes) e outra com as distâncias geográficas, ambas entre cada indivíduo. As duas matrizes geradas foram comparadas par a par através de teste não-paramétrico de correlação entre matrizes (teste de Mantel).

Para analisar o grau de diferenciação entre as unidades populacionais distintas foram calculadas as distâncias médias de Procrustes, comparando os valores máximo, mínimo e médio de cada unidade e entre si. Os mesmos parâmetros foram calculados entre

as espécies do gênero *Caluromys*, reconhecidamente distintas, comparando nossos dados com os de Isabella Bandeira (dados não publicados) para *Caluromys philander*, a qual utilizou a mesma metodologia (quantidade e localização dos marcos anatômicos), permitindo assim a comparação dos dados.

RESULTADOS

Dimorfismo Sexual

Não foi verificado dimorfismo sexual de tamanho em nenhuma das vistas tanto em *Caluromys derbianus* quanto *Caluromys lanatus*.

Todavia, dimorfismo de forma foi verificado nas quatro vistas em *Caluromys derbianus* (Dorsal: $T^2 = 75.9176$; $p < 0.01$; Lateral: $T^2 = 380.6183$; $p < 0.001$; Ventral: $T^2 = 114.9601$; $p < 0.001$; Mandíbula: $T^2 = 62,1649$; $p < 0.01$) e em três vistas de *Caluromys lanatus* (Lateral: $T^2 = 46.0935$; $p < 0.001$; Ventral: $T^2 = 92.2887$; $p < 0.001$; Mandíbula: $T^2 = 73.5875$; $p < 0.01$).

O dimorfismo sexual dentro das populações também foi analisado, usando as de maior tamanho amostral de cada espécie (*C. derbianus*: Nicarágua, $n = 65$; *C. lanatus*: Inambari, $n = 40$).

Novamente em ambas as espécies foi observado dimorfismo sexual apenas de forma (*C. derbianus*.: Lateral: $T^2 = 1391.4650$; $p < 0.0001$; Ventral: $T^2 = 116.1691$; $p < 0.01$; *C. lanatus*.: Mandíbula: $T^2 = 323.7337$; $p < 0.001$).

Caramaschi (2005) encontrou dimorfismo sexual de tamanho em *C. philander* em populações de maior tamanho amostral, mas os resultados encontrados neste trabalho sugerem que essa relação não segue um padrão definido, visto a ausência de dimorfismo sexual de tamanho nas populações de maior tamanho amostral de *C. derbianus* e *C. lanatus*,

ou então deve variar de acordo com a metodologia utilizada para obtenção das medidas de tamanho.

Devido à ausência de dimorfismo de tamanho em ambas as espécies e ao baixo tamanho amostral de algumas localidades, as amostras de machos e fêmeas foram agrupadas nas análises posteriores. O fato de existir dimorfismo sexual de forma pode aumentar a sobreposição entre as populações (justamente por mesclar machos e fêmeas de formas diferentes) e isso será levado em conta na análise dos resultados de variação geográfica de forma.

Varição geográfica em *Caluromys derbianus*

Tamanho

As análises de variância não encontraram valores significativos entre as amostras, o que sugere não haver diferenciação de tamanho entre as populações de *C. derbianus*.

Forma

A vista lateral do crânio e mandíbula foram as que melhor discriminaram o padrão da variação morfológica em *Caluromys derbianus*, indicando a existência de dois grandes grupos morfológicamente distintos: um grupo ao norte da Costa Rica (México, Honduras, Belize e Nicarágua) e outro que corresponde Costa Rica, Panamá e norte da América do sul (Colômbia, Equador e Peru), com poucas áreas de sobreposição de escores (figura 4 e 5).

Na vista lateral, as mudanças morfológicas ao longo do eixo canônico 1 mostram que as populações ao sul da Costa Rica (extremo positivo) tem o rostro mais alongado, o forâmen infraorbital projetado para frente e a porção caudal do osso interparietal mais elevada e alinhada verticalmente com os marcos da região occipital.

Na mandíbula, o processo coronóide mais inclinado em sentido caudal (em comparação ao eixo horizontal do dentário) das populações ao norte da Costa Rica, com exceção do México, é a característica morfológica que melhor define a separação dessas com as demais populações no eixo canônico 1.

O eixo canônico 2, que separa a população México das outras populações é representado pelo alinhamento horizontal (com base no dentário) dos molares com a base anterior do processo coronóide e da base dos incisivos com a base posterior do canino, ambas no eixo negativo, mudando de posição ao longo do eixo.

Variação geográfica em *Caluromys lanatus*

Tamanho

As análises de variância indicaram diferença significativa de tamanho apenas do crânio (tabela 2), com o seguinte agrupamento: (1) Colômbia - Venezuela, (2) Inambari, Napo, Rondônia, Tapajós, Guiana, Bolívia e Venezuela Sul e (3) Brasil Central e Brasil Sul.

A comparação entre os tamanho de centróide e latitude indicou um padrão clinal norte – sul na região periférica amazônica, que segue desde a população Colômbia - Venezuela (os menores indivíduos), Peru (Inambari) e finalmente Bolívia (os maiores).

Essa clina é interrompida ao sul da Bolívia, onde os indivíduos do sudeste do Brasil são menores do que os bolivianos e relativamente de tamanho similar aos indivíduos da Venezuela e Colômbia (Figura 6)

Forma

A vista ventral (figura 7) e mandíbula (figura 8) foram as que melhor demonstraram graficamente o padrão de diferenciação morfológica encontrado nessa espécie, o qual indica dois grupos morfológicamente divergentes: um ao norte e centro sul-americano,

correspondendo às populações amazônicas e centro-brasileiras e outro ao sul do continente, correspondendo à população Brasil Sul (Paraguai, Argentina e Brasil).

Na vista ventral, o rosto mais curto e largo no eixo canônico 1 separa a população Brasil Sul das demais populações, com pouca sobreposição (figura 7).

O estreitamento da distância entre a base do quarto molar e a base anterior do processo coronóide, como da mandíbula como um todo são as mudanças morfológicas que separam a população Brasil Sul e Brasil Central das outras populações no eixo canônico 1 (figura 8). Ainda nessa vista, a fossa massetéica no processo coronóide mais larga no eixo negativo não foi suficiente para separar as populações tão claramente quanto as mudanças observadas no eixo 1, havendo elevada sobreposição entre os escores.

Distâncias morfológicas e diferenciação geográfica entre populações

A comparação entre as matrizes de distâncias morfológicas e geográficas foi significativa apenas na mandíbula de *Caluromys derbianus*, cujo resultado apontou uma correlação positiva entre as duas matrizes ($r = 0.3324$; $P < 0,0001$). Em *Caluromys lanatus* não houve correlação significativa em nenhuma das vistas.

A comparação dos valores médios e da amplitude entre os maiores e menores valores de distâncias de Procrustes obtidas foram semelhantes tanto entre cada grupo morfológico distinto e entre grupos de cada espécie como também entre espécies diferentes para ambas as espécies (tabela 3 e 4).

DISCUSSÃO

Caluromys derbianus

Ao contrário do observado em *Caluromys philander* (Olifiers *et al.* 2004) e em outros mamíferos (Hooper 1940, Jones 1997, Storz *et al.* 2001), não foi observado nenhum padrão de variação de tamanho latitudinal em *C. derbianus*, resultado que contraria a relação positiva proposta entre latitude e variação de tamanho em mamíferos (Ashton *et al.* 2000).

A divergência observada entre algumas populações centro-americanas é coincidente com a presença da depressão da Nicarágua, resultado semelhante encontrado em outros mamíferos como no marsupial neotropical *Chinonectes minimus* (Damasceno, dados não publicados), relativamente em roedores murídeos (Arellano *et al.* 2005), além de anfíbios (Savage 1987), répteis (Castoe *et al.* 2009) e aves (Pérez-Emán 2005).

Particularidades ecológicas entre áreas elevadas (e entre estas e áreas mais baixas) podem desempenhar um papel importante na diversificação de alguns organismos ao isolar populações (Lessa *et al.* 2005, Patten and Smith-Patten 2008). Isso reforça o provável papel da depressão da Nicarágua no processo de diferenciação morfológica em *C. derbianus*, tendo em vista a reduzida diferenciação morfológica entre as populações da Costa Rica e Nicarágua, principalmente nas vistas lateral e ventral e sugerem um processo de formação de dois grupos morfológicos dentro de *C.d. pallidus*.

Outra maneira de analisar esses resultados é considerar um possível isolamento por distância geográfica entre as populações de *C. derbianus*. Analisando os escores canônicos da vista ventral e mandíbula, as maiores divergências morfológicas são observadas entre as populações mais distantes geograficamente, principalmente entre as populações do México e Nicarágua em comparação com os indivíduos das populações Equador – Peru e Panamá (ambas), ainda que com uma reduzida sobreposição em ambos os casos.

Diferenciação morfológica entre populações isoladas geograficamente já foi reportada para outros pequenos mamíferos, como roedores (Reis 2002) e marsupiais (Himes *et al.* 2008). Refletindo esse padrão nos resultados de *C. derbianus*, é possível que a subespécie mexicana *C.d. aztecus* (representada na população México) tenha se diferenciado das demais subespécies, devido ao distanciamento geográfico entre elas, contudo ainda não completamente, tendo em vista a similaridade da forma com *C.d. fervidus* de Belize e Honduras.

Outra importante observação a ser feita nos resultados desse trabalho foi a ausência de diferenciação entre as populações do sul do Panamá e da Colômbia, separadas pela depressão Darién, como também entre populações localizadas no noroeste sul-americano, mais precisamente, na região dos refúgios ecológicos pleistocênicos: Chocó (Colômbia), Nechí (Colômbia - Venezuela), Catacumbo (Venezuela), Napo (Equador) e Inambari (Peru) (Haffer 1969).

A similaridade morfológica demonstrada pela elevada sobreposição dos escores canônicos entre as populações dessa região, sugere pelo menos quatro hipóteses: (1) tempo de isolamento geográfico/ecotonal entre os refúgios não foi suficiente para causar diferenciação fenotípica; (2) exista variação geográfica entre as populações que ainda não refletiram mudanças fenotípicas; (3) ausência de fragmentação da cobertura vegetal amazônica (Colinvaux *et al.* 2000), permitindo a dispersão e contato entre as populações de *C. lanatus* e (4) contato secundário entre as populações causados pelas mudanças climáticas e vegetacionais ao longo do Holoceno (Vivo and Carmignotto 2004).

Esse resultado corrobora a atual classificação taxonômica dos indivíduos de *C. derbianus* sul-americanos, cujas características fenotípicas semelhantes os classificam como *C. d. derbianus* (Gardner 2008, Cabrera 1958).

Caluromys lanatus

As flutuações no clima e conseqüentes modificações na cobertura vegetal amazônica ocorridas no Pleistoceno/Holoceno (Suguió and Sallun 2004) são postas como uma das causas da elevada diversidade biológica sul-americana, principalmente por fragmentarem a vegetação em refúgios ecológicos, prováveis sítios de especiação e diversificação da biodiversidade amazônica (Haffer 1969, Mayr and O'hara 1986, Bonaccorso *et al.* 2006).

Contudo esse papel vicariante dos refúgios não parece ser um fato absoluto e indiscutível. Como anteriormente comentado, alguns trabalhos sugerem que as variações climáticas no Pleistoceno/Holoceno modificaram apenas parcialmente a cobertura vegetal amazônica (Colinvaux *et al.* 2000, Bush *et al.* 2004) não havendo portanto, formação de refúgios e conseqüente isolamento da biodiversidade local por ecótonos.

A elevada similaridade morfológica entre as populações amazônicas e centro-brasileiras, em ambos os eixos de variação, novamente compreende algumas das hipóteses sugeridas para o resultado encontrado nas espécies amazônicas de *C. derbiannus* (i.e. pouco tempo para divergência, contato secundário possibilitado pelas mudanças climático-vegetacionais do Holoceno ou mesmo a ausência de isolamento populacional ocasionado por fragmentação da cobertura vegetal).

As similaridades morfométricas entre as populações amazônicas e centro-brasileiras de *C. lanatus* observada neste trabalho complementam os resultados de análises moleculares, as quais apontam reduzida divergência filogenética entre populações amazônicas (Patton *et al.* 2000) próximas ou distantes geograficamente (Patton and Costa 2003).

Outro resultado relevante nessa espécie é a diferenciação morfológica entre a população Brasil Sul e as demais populações. Essas duas populações estão separadas pelo Chaco seco, cobertura vegetal xerófila localizada no nordeste argentino e paraguaio (Prado 2000, Marco and Páezw 2002, Boletta *et al.* 2006) que separa duas áreas florestadas, o oeste do Paraná e Rio Grande do Sul e o noroeste do Paraguai e sul da Bolívia. Essas áreas fazem parte da Floresta Seca Tropical Sazonal, caracterizada por dossel fechado, árvores de médio e grande porte (como Leguminosae e Bignoniaceae) e reduzida presença de campos abertos (Pennington *et al.* 2000, Pennington *et al.* 2009).

O consecutivo aumento da cobertura vegetal de araucárias sobre áreas de vegetação aberta no início do Holoceno, cerca de 10.000 anos A.P. (Ledru 1993), pode ter servido como ponte entre essas duas áreas de Floresta Seca Sazonal (Ab'saber 2000) e permitido a migração de *C. lanatus* para as florestas do sul do Brasil, sendo posteriormente isoladas pelo aumento de savana e vegetação de Campos abertos ocasionada pela diminuição dos índices pluviométricos (Van Der Hammen and Hooghiemstra 2000, Behling 2002).

Essa afirmação é reforçada pelo fato de que, ainda que apresente uma relativa plasticidade ecológica (Astúa De Moraes *et al.* 2003, Cáceres *et al.* 2007), *Caluromys lanatus* é reconhecidamente uma espécie estritamente arborícola. Mudanças na vegetação que ocasionem fragmentação de dossel servem como barreira para o movimento populacional em áreas florestadas (Pires *et al.* 2002).

Essa característica ecológica aliada ao tempo de duração de períodos secos que podem ter mantido esses grupos morfológicos isolados – entre os anos 8.500 e 5.000 A.P. (Ledru 1993); 14.000 e 8.500 anos A.P. (Iriando 1999); 3500 e 1.500 A.P. (Stevaux 2000) reiteram a teoria de isolamento e posterior diferenciação morfológica.

A divergência faunística de mamíferos entre o sudeste brasileiro e Amazônia já foi apontada através de análises de endemismo e de diversidade sul-americana (Costa *et al.* 2000) como também a diferenciação morfológica entre populações de outros marsupiais neotropicais localizados nessas áreas, como *Micoureus*, *Didelphis*, *Caluromys*, *Metachirus*, e *Marmosa* (Costa 2003, Patton and Costa 2003) e roedores como *Rhipidomys*, *Oecomys* e *Oryzomys* (Costa 2003).

A similaridade morfológica entre a população Brasil Central e as populações amazônicas pode ser explicada porque as mudanças climáticas não devam ter agido de modo similar na vegetação do Cerrado, tendo sido mais evidente a ocupação de vegetação rasteira em áreas de relevo baixo – até 1500m (Salgado-Labouriau *et al.* 1997, Salgado-Labouriau *et al.* 1998).

As florestas localizadas em relevo mais elevado foram menos alteradas mesmo nas épocas secas do Quaternário e por vezes “invadiram” áreas baixas nos períodos mais frios (Bush *et al.* 2004), possivelmente permitido o contato entre populações amazônicas e do Cerrado.

A ausência de variação morfológica craniana entre as populações amazônicas e do centro do Brasil agrupa três das quatro subespécies reconhecidas por Cabrera (1958) – *C. lanatus cicur*, *C. lanatus ornatus* e *C. lanatus ochropus*, e quatro das seis sugeridas por Gardner (2008) – *C. lanatus cicur*, *C. lanatus ornatus*, *C. lanatus ochropus* e *C. lanatus vitalinus* na região amazônica, pelo menos em base à diferenciação morfológica no crânio. Agrupa também duas populações classificadas por Gardner (2008), *C. lanatus lanatus* e *C. lanatus vitalinus* ao sul da Amazônia.

Relações entre distribuição geográfica e variação morfológica

Populações que variam geograficamente em algum caráter não devem ser prontamente consideradas subespécies distintas, pois populações podem variar em alguns aspectos e ainda assim não caracterizar unidades em processo de especiação (Thorpe 1987).

Em *C. derbianus*, a correlação positiva encontrada apenas na mandíbula ($r = 0.3324$; $P < 0,0001$), indica que indivíduos distantes geograficamente apresentam maior grau de diferenciação morfológica, o que reforça a hipótese de divergência interpopulacional ocasionada por isolamento por distâncias geográficas em *C. derbianus* do norte da América Central.

Os resultados não-significativos obtidos para *C. lanatus* reiteram a similaridade morfológica observada entre os indivíduos amazônicos e centro-brasileiros, descarta a possibilidade de variação morfológica causada por distâncias geográficas entre esses indivíduos e os representantes da população Brasil Sul e a teoria de divergência morfológica causada por isolamento geográfico entre esses grupos.

Diversos trabalhos já analisaram a relação entre distâncias geográficas e diferenciação morfológica em mamíferos (D'Anatro 2006, Reis 2002, Daitch 2007, Macholán 2008), cujos resultados indicam (1) que parece não haver um padrão definido na relação entre distâncias geográficas e morfológicas e (2) possivelmente fatores ambientais como variação de clima, vegetação e geografia têm conseqüências diretas nessa relação (Nekola and White 1999).

A comparação das distâncias de Procrustes entre os grupos morfológicos distintos de cada espécie obtidos nesse trabalho com as mesmas distâncias calculadas entre as espécies de *Caluromys* (tabelas 3 e 4) apontam que a divergência morfológica entre as populações que apresentam diferenciação morfológica (Brasil Sul para *C. lanatus*; México,

Belize – Honduras e Nicarágua para *C. derbianus*), são semelhantes às distâncias morfológicas observada entre espécies reconhecidamente distintas no gênero *Caluromys*.

Estes grupos (*Caluromys derbianus aztecus* ao norte, *Caluromys derbianus derbianus* ao sul; *Caluromys lanatus ochropus* na Amazônia – centro do Brasil e *Caluromys lanatus lanatus* ao sul do Brasil) apresentam diferenciação morfológica suficiente para caracterizar espécies distintas, a seguir: *Caluromys aztecus* (Thomas, 1913) ao norte da Costa Rica; *Caluromys derbianus* (Waterhouse, 1841) ao sul; *Caluromys ochropus* (Wagner, 1842) abrangendo toda a Amazônia, norte e centro do Brasil e *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) no sul-sudeste do Brasil, nordeste da Argentina (Misiones) e Paraguai.

Estudos semelhantes com outros marsupiais neotropicais devem ser fomentados, a fim de se analisar a necessidade de reavaliação taxonômica em outras espécies marsupiais neotropicais e possíveis padrões de variação geográfica nesses grupos. Ainda, estudos filogeográficos também devem ser encorajados, os quais podem trazer informações complementares aos resultados morfométricos aqui apresentados.

REFERÊNCIAS

Ab'Saber A. N. 2000. Spaces occupied by the expansion of dry climates in South America during the quaternary ice ages. *Revista do Instituto Geológico* 21(1/2): 71-78.

Adams D. C., Rohlf F. J. and Slice D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Hystrix* 71(1): 5-16.

Arellano E., González-Cozátl F. X. and Rogers D. S. 2005. Molecular systematics of Middle American harvest mice *Reithrodontomys* (Muridae), estimated from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 529–540.

Ashton K. G., Tracy M. C. and De Queiroz A. 2000. Is Bergmann's Rule Valid for Mammals? *The American Naturalist* 156(4): 390-415.

Astúa D. and Leiner N. O. 2008. Tooth eruption sequence and replacement pattern in woolly opossums, genus *Caluromys* (Didelphimorphia : Didelphidae). *Journal of Mammalogy* 89(1): 244-251.

Astúa De Moraes D., Santori R. T., Finotti R. and Cerqueira R. 2003. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of neotropical opossums (Didelphidae). [In: *Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. Jones, M. E., Dickman, C. R., *et al* (Ed.)]. CSIRO Publishing, Collingwood: 221-237.

Behling H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 19-27.

Boletta P. E., Ravelo A. C., Planchuelo A. M. and Grilli M. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228: 108-114.

Bonaccorso E., Koch I. and Peterson A. T. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' range. *Diversity and Distributions* 12: 57-64.

Borges S. H. 2007. Análise biogeográfica da avifauna da região oeste do baixo Rio Negro, amazônia brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(4): 919-940. [In portuguese with English summary]

Braun J. K., Van Den Bussche R. A., Morton P. K. and Mares M. A. 2005. Phylogenetic and biogeographic relationships of mouse opossums *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Journal of Mammalogy* 86(1): 147.

Bucher J. E. and Hoffmann R. S. 1980. *Caluromys derbianus*. *Mammalian Species* 140: 1-4.

Bush M. B., De Oliveira P. E., Colinvaux P. A., Miller M. C. and Moreno J. E. 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214(4): 359-393.

Cabrera A. 1958. Catalogo de los mamíferos de America del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciencias Zoológicas* 4(1): 1-46.

Cáceres N. C. and Carmignotto A. P. 2006. *Caluromys lanatus*. *Mammalian Species* 803: 1-6.

Cáceres N. C., Cherem J. J. and Graipel M. E. 2007. Distribuição geográfica de mamíferos terrestres na Região Sul do Brasil. *Ciência e Ambiente* 35: 167-180. [In Portuguese]

Caramaschi F. P. 2005 [Variação geográfica em *Caluromys philander* (Linnaeus, 1758) no Brasil (Didelphimorphia: Didelphidae)]. MSc thesis, Museu Nacional / UFRJ, Rio de Janeiro: 1-58. [In Portuguese]

Castoe T. A., Daza J. M., Smith E. R., Sasa M. M., Kuch U., Campbell J. A., Chippindale P. T. and Parkinson C. L. 2009. Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36: 88-103.

Colinvaux P. A., De Oliveira P. E. and Bush M. B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141 - 169.

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(1): 71-86.

Costa L. P., Leite Y. L. R., Da Fonseca G. A. B. and Da Fonseca M. T. 2000. Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4B): 872-881.

Croizat L., Nelson G. and Rosen D. E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23(2): 265-287.

D'Anatro A. and Lessa E. P. 2006. Geometric morphometrics analysis of geographic variation in the Rio Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology* 72(6): 288-298.

Daitch D. J. and Guralnick R. P. 2007. Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Journal of Mammalogy* 88(2): 384-393.

Gardner A. L. 2008. Order Didelphimorphia: family Didelphidae. [In: *Mammals of South America*. Gardner, A. L. (Ed.)]. The University of Chicago Press. Chicago.

Gonçalves P. R. and Oliveira J. A. 2004. Morphological and genetic variation between two sympatric forms of *Oxymycterus* (Rodentia : Sigmodontinae): An evaluation of hypotheses of differentiation within the genus. *Journal of Mammalogy* 85(1): 148.

Goodwin G. G. 1942. Mammals of Honduras. *Bulletin American Museum of Natural History* 79: 107-195.

Grelle C. E. V. and Cerqueira R. 2006. Determinantes da distribuição geográfica de *Callitrix flaviceps* (Thomas) (Primate, Callitrichidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 23(2): 414-420. [In Portuguese]

Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.

Himes C. M. T., Gallardo M. H. and Kenagy G. J. 2008. Historical biogeography and post-glacial recolonization of South American temperate rain forest by the relictual marsupial *Dromiciops gliroides*. *Journal of Biogeography* 35: 1415-1424.

Hingst-Zaher E. and Astúa De Moraes D. Consequences of the choice of landmarks for visualization and biological interpretation of shape changes in 2-D geometric morphometrics: a study case. Proceedings - XVI Brazilian Symposium on Computer Graphics and Image Processing (SIBGRAPI 2003). São Carlos, SP, 2003.

Hooper E. T. 1940. Geographic variation in bushy-tailed wood rats. University of California Publications in Zoology 42(9): 407-424.

Iriondo M. 1999. Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation. Quaternary International 57/58: 93-112.

Jones M. 1997. Character displacement in Australian dasyurid carnivores: Size relationships and prey size patterns. Ecology 78(8): 2569-2587.

Ledru M., -P. 1993. Late quaternary environment and climatic changes in Central Brazil. Quaternary Research 39: 90-98.

Lemos B. and Cerqueira R. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). Journal of Mammalogy 83(2): 354-369.

Lemos B., Marroig G. and Cerqueira R. 2001. Evolutionary rates and stabilizing selection in large-bodied opossum skulls (Didelphimorphia: Didelphidae). Journal of Zoology (London) 255: 181-189.

Lessa G., Gonçalves P. R. and Pessoa L. M. 2005. Variação geográfica em caracteres cranianos quantitativos de *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Caviidae). Arquivos do Museu Nacional 63(1): 75-88. [In Portuguese]

López-Fuster M. J., Perez-Hernandez R., Ventura J. and Salazar M. 2000. Effect of environment on skull-size variation in *Marmosa robinsoni* in Venezuela. Journal of Mammalogy 81(3): 829.

Macholán M., Mikula O. and Vohralík V. 2008. Geographic phenetic variation of two eastern-Mediterranean non-commensal mouse species, *Mus macedonicus* and *Mus cypriacus* (Rodentia: Muridae) based on traditional and geometric approaches to morphometrics. Zoologischer Anzeiger 247: 67-80.

Marco D. and Páezw S. A. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* 52: 1-16.

Mayr E. and O'hara R. J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40(1): 55-67.

Mazák J. H. 2010. Craniometric variation in the tiger (*Panthera tigris*): Implications for pattern of diversity, taxonomy and conservation. *Mammalian Biology* 75: 45-68.

Monteiro-Filho E. L. A., Monteiro L. R. and Reis S. F. 2002. Skull shape and size divergence in dolphins of the genus *Sotalia*: A tridimensional morphometric analysis. *Journal of Mammalogy* 83(1): 125.

Mullin S. K., Pillay N. and Taylor P. J. 2004. Cranial variation and geographic patterns within the *Dasymys rufulus* complex (Rodentia : Muridae). *Journal of Mammalogy* 85(5): 911.

Nekola J. C. and White P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867 - 878.

Olifiers N., Vieira M. V. and Grelle C. E. V. 2004. Geographic range and body size in Neotropical marsupials. *Global Ecology and Biogeography* 13(5): 439-444.

Oliveira L. R. 2004. [Variação geográfica do lobo-marinho sul-americano, *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) com base em dados morfológicos e moleculares]. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo: 216.

Patten M. A. and Smith-Patten B. D. 2008. Biogeographical boundaries and Monmonier's algorithm: a case study in the northern Neotropics. *Journal of Biogeography* 35: 407-416.

Patton J. L. and Costa L. P. 2003. Molecular phylogeography and species limits in rainforest didelphid marsupials of South America.[In: *Predators with pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. Jones, M. E., Dickman, C. R., *et al* (Ed.)]. CSIRO Publishing, Collingwood: 63-81.

Patton J. L., Da Silva M. N. F. and Malcolm J. R. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244: 1-306.

Paynter R. A., Jr. 1982.[*Ornithological Gazetteer of Venezuela*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge

Paynter R. A., Jr. 1989.[*Ornithological Gazetteer of Paraguay*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge: iv +61.

Paynter R. A., Jr. 1992.[*Ornithological Gazetteer of Bolivia*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge

Paynter R. A., Jr. 1993.[*Ornithological Gazetteer of Ecuador*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge: x + 1045.

Paynter R. A., Jr. 1995.[*Ornithological Gazetteer of Argentina*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge: x + 1045.

Paynter R. A., Jr. 1997.[*Ornithological Gazetteer of Colombia*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge

Paynter R. A., Jr. and Traylor M. A., Jr. 1991.[*Ornithological Gazetteer of Brazil*]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge: viii + 789.

Pennington R. T., Lavin M. and Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 40: 437-457.

Pennington R. T., Prado D. E. and Pendry C. A. 2000. Neotropical Seasonally Dry Forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27(2): 261-273.

Pérez-Emán J. L. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical redstarts (*Myioborus*; Aves, Parulinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 511-528.

Pires A. S., Lira P. K., Fernandez F. A. S., Schittini G. M. and Oliveira L. C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 108(2): 229-237.

Prado D. E. 2000. Seasonally dry forests of Tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Einburgh Journal of Botany* 57(3): 437-461.

Reis S. F., Duarte L. C., Monteiro L. R. and Von Zuben F. J. 2002a. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia : Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy* 83(2): 333.

Reis S. F., Duarte L. C., Monteiro L. R. and Von Zuben F. J. 2002b. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia : Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy* 83(2): 345.

Rohlf F. J. V2.1. 2006. TpsDig, version 2.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brooks, Stony Brook, NY.

Salgado-Labouriau M. L., Barberi M., Ferraz-Vicentini K. R. and Parizzi M. G. 1998. A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 115-129.

Salgado-Labouriau M. L., Casseti V., Ferraz-Vicentini K. R., Martin L., Soubiès F., Suguio K. and Turcq B. 1997. Late Quaternary vegetational and climatic changes in Cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 215-226.

Savage J. M. 1987. Systematics and distribution of the Mexican and Central American rainfrogs of the *Eleutherodactylus gollmeri* group (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana: Zoology* 33: 1-57.

Silva H. S. 2005 [Variação geográfica em *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) na Mata Atlântica]. MSc thesis, Museu Nacional / UFRJ, Rio de Janeiro: 155. [In Portuguese]

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

Stephens L. and Traylor M. A., Jr. 1983. [Ornithological Gazetteer of Peru]. Museum of Comparative Biology, Harvard University, Cambridge

Stevaux J. 2000. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Parana River: Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. *Quaternary International* 72: 73-85.

Storz J. F., Balasingh J., Bhat H. R., Nathan P. T., Doss D. P. S., Prakash A. A. and Kunz T. H. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an India fruit bat, *Cynopterus sphinx*, (Chiroptera, Pteropodidae). *Biological Journal of Linnean Society* 72: 17-31.

Sugio K. and Sallun A. E. M. 2004. Geologia do Quaternário e Geologia Ambiental. [In: Geologia do Continente Sul-Americano: evolução da Obra de Fernando Flávio Marques de Almeida Mantesso-Neto, V., Bartolelli, A., *et al* (Ed.)]. Beca. São Paulo: 647. [In Portuguese]

Thomas O. 1913. The geographical races of the woolly opossum (*Philander laniger*). *Annals and Magazine of Natural History* 12(8): 358-361.

Thorpe R. S. 1987. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Boll. Zool.* 54: 3-11.

Tribe C. J. 1990. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. *Journal of Mammalogy* 71(4): 566-569.

UCSB. 2004. Alexandria Digital Gazetteer Project. Accessed in 2008.

Van Der Hammen T. and Hooghiemstra H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19: 725-742.

Vivo M. and Carmignotto A. P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography* 31(6): 943-957.

Wible J.R. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of the Carnegie Museum* 72(3): 1-66.

TABELAS

Tabela 1: descrição das estruturas morfológicas definidas para a digitalização dos marcos anatômicos, baseadas em Wible (2003).

Vista	Marco anatômico	Descrição
Dorsal	1	Extremidade anterior da sutura entre os ossos nasais direito e esquerdo.
	2	Extremidade posterior do osso interparietal, na interseção da linha sagital com a crista nugal.
	3 e 28	Interseção entre a sutura interparietal-parietal e o contorno da caixa craniana, na crista nugal.
	4 e 27	Ponto de curvatura do osso esquamosal ao formar o início da crista nugal, anterior ao processo pós-timpânico.
	5 e 26	Extremidade do processo frontal do osso jugal, no arco zigomático.
	6 e 23	Extremidade lateral da sutura entre os ossos lacrimal e jugal.
	7 e 18	Extremidade lateral da sutura entre os ossos maxila e premaxila.
	8 e 17	Extremidade anterior da sutura entre o osso nasal e o pré-maxila.
	9 e 19	Interseção das suturas entre os ossos nasal, premaxila e maxila.

Lateral

- 10 e 20 Interseção das suturas entre os ossos nasal, frontal e maxilar.
- 11 e 21 Interseção das suturas entre os ossos lacrimal, frontal e maxilar
- 12 e 22 Sutura posterior entre os ossos frontal e lacrimal, no arco zigomático
- 13 e 25 Extremidade do processo orbital do osso frontal
- 14 e 24 Ponto de maior estreitamento do crânio no osso frontal, posteriormente ao processo orbital (constricção pós-orbital).
- 15 Interseção entre as suturas dos ossos parietais direitos e esquerdos e do interparietal.
- 16 Extremidade posterior da sutura entre os ossos nasais direito e esquerdo.
- 1 Base (anterior) do primeiro incisivo superior
- 2 Base (posterior) do quinto incisivo superior
- 3 Base anterior do canino superior direito, na junção entre o dente e o osso maxilar
- 4 Base posterior do canino superior direito, na junção entre o dente e o osso maxilar.
- 5 Base do terceiro premolar e do primeiro molar superior direito, no ponto onde os dentes se encontram com o osso maxilar.
- 6 Base posterior do quarto molar superior direito, no ponto onde o dente se encontra com o osso maxilar (extremidade posterior da série molar).
- 7 Ponto mais postero-ventral do côndilo occipital direito
- 8 Ponto mais postero-dorsal da caixa craniana (extremidade posterior da linha sagital, junção com a crista nugal).
- 9 Interseção das suturas entre os ossos infraparietal,
-

		parietal e esquamosal
	10	Sutura entre o jugal e o esquamosal, na borda dorsal do arco zigomático.
	11	Interseção das suturas entre os ossos jugal, lacrimal e maxila
	12	Interseção das suturas entre os ossos nasal, premaxila e maxila
	13	Extremidade anterior da sutura entre os ossos nasal e pré-maxila direitos
	14	Extremidade anterior do nasal.
	15	Borda ínfero-posterior da fossa infraorbital
	16	Extremidade superior mais interna do côndilo occipital
	17	Extremidade inferior mais interna côndilo occipital
	18	Extremidade inferior do processo pós-glenóide
	19	Extremidade do processo orbital do osso frontal
	20	Interseção das suturas entre os ossos lacrimal, frontal e palatino
	21	Extremidade anterior da sutura entre os ossos jugal e esquamosal
	22	Interseção das suturas entre os ossos lacrimal, frontal e maxila
Ventral	1	Região média entre o primeiro incisivo superior direito e esquerdo
	2	Ponto de maior inflexão da borda ventral (ou ponto mais anterior) do forâmen magno, no osso basioccipital
	3 e 28	Extremidade posterior do côndilo occipital direito, no osso basioccipital
	4 e 27	Ponto na borda externa da caixa craniana anterior ao processo pós-timpânico
	5 e 25	Sutura entre basioccipital, basiesfenóide e promontório
	6 e 24	Extremidade postero-lateral da sutura entre palatino e pterigóide

	7 e 23	Extremidade postero-lateral do osso palatino (extremidade da borda posterior do palato).
	8 e 26	Base anterior do processo do esquamosal que forma o arco zigomático
	9 e 22	Base postero-lateral do quarto molar superior
	10 e 21	Base postero-lateral do terceiro pré molar superior
	11 e 20	Base postero-lateral do canino
	12 e 19	Base postero-lateral do quinto incisivo superior
	13 e 18	Extremidade anterior do forâmen incisivo
	14 e 17	Extremidade posterior do forâmen incisivo
	15	Extremidade posterior da sutura entre os ossos palatinos direitos e esquerdos
	16	Interseção das suturas entre os ossos maxila e palatino.
Mandíbula	1	Base anterior do primeiro incisivo inferior
	2	Base anterior do quarto incisivo inferior
	3	Base anterior do primeiro pré-molar
	4	Base anterior do primeiro molar
	5	Base posterior do último molar
	6	Ponto de encontro entre o ramo horizontal da mandíbula e o início do processo coronóide (ponto de maior inflexão e base do processo coronóide).
	7	Ponto mais alto (mais dorsal) do processo coronóide.
	8	Extremidade posterior do processo coronóide (início da borda posterior do processo coronóide).
	9	Ponto de maior inflexão da curvatura entre o processo articular e a borda posterior do processo coronóide (base da borda posterior).
	10	Extremidade lateral ou labial do côndilo articular
	11	Base posterior do processo angular
	12	Extremidade do processo angular

13	Borda súpero-posterior do Forâmen mental anterior
14	Extremidade antero-ventral da fossa massetéica

Tabela 2: resultados da ANOVA calculada com os tamanhos de centróide entre as populações de *Caluromys lanatus*. Em negrito os valores significativos.

	Soma dos	Grau de	Quadrados		
	Quadrados	liberdade	Médios	F	p
Dorsal	2196.03	10	219.603	10.51	< 0.001
Lateral	1148.682	10	114.868	5.078	< 0.001
Ventral	1979.011	10	197.901	7.926	< 0.001
Mandíbula	3422.247	10	380.250	1.172	0.318

Tabela 3: Distâncias de Procrustes entre os indivíduos de cada grupo morfológico distinto e entre cada grupo de *Caluromys derbianus* e comparação das distâncias entre espécies de *Caluromys* (valores multiplicados por 10^{-3}).

Vista		Média	Maior	Menor	
Dorsal	<i>C. d. aztecus</i>	44,08	83,09	19,44	
	<i>C. d. derbianus</i>	46,34	77,32	20,13	
	<i>C.d. aztecus</i> vs. <i>C.d. derbianus</i>	45,47	98,06	19,44	
	<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>	49,87	98,00	20,13	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>	55,86	102,41	20,30	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>	53,57	105,35	20,13	
	Ventral	<i>C. d. aztecus</i>	27,13	52,80	12,42
		<i>C. d. derbianus</i>	30,68	72,57	6,17
		<i>C.d. aztecus</i> vs. <i>C.d. derbianus</i>	33,55	83,63	6,17
<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>		33,32	83,63	0,53	
<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>		35,42	107,27	5,26	
<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>		34,50	107,27	6,16	

Lateral	<i>C. d. aztecus</i>	38,59	67,74	1,03	
	<i>C. d. derbianus</i>	40,83	78,41	1,10	
	<i>C.d. aztecus</i> vs. <i>C.d. derbianus</i>	40,49	78,41	0,43	
	<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>	42,75	95,41	0,60	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>	49,92	143,58	6,00	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>	49,96	143,58	1,10	
	Mandíbula	<i>C. d. aztecus</i>	43,70	90,37	1,17
		<i>C. d. derbianus</i>	44,38	84,20	1,12
		<i>C.d. aztecus</i> vs. <i>C.d. derbianus</i>	46,05	102,32	0,49
<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>		46,01	114,09	0,71	
<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>		50,97	114,08	0,71	
<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>		51,12	104,54	1,11	

Tabela 4: Distâncias de Procrustes entre os indivíduos de cada grupo morfológico distinto e entre cada grupo de *Caluromys lanatus* e comparação das distâncias entre espécies de *Caluromys* (valores multiplicados por 10^{-3}).

Vista		Média	Maior	Menor	
Dorsal	<i>C. l. ochropus</i>	49,19	95,13	21,30	
	<i>C.l. lanatus</i>	45,96	61,20	31,69	
	<i>C.l. ochropus</i> vs <i>C.l. lanatus</i>	49,09	95,63	21,30	
	<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>	49,87	98,00	20,13	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>	55,86	102,41	20,30	
	<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>	53,57	105,35	20,13	
	Ventral	<i>C. l. ochropus</i>	30,10	76,07	0,53
		<i>C.l. lanatus</i>	35,24	59,20	20,60
<i>C.l. ochropus</i> vs <i>C.l. lanatus</i>		30,90	79,28	0,53	
<i>C. derbianus</i> vs <i>C. lanatus</i>		33,32	83,63	0,53	
<i>C. philander</i> vs <i>C. lanatus</i>		35,42	107,27	5,26	
<i>C. philander</i> vs <i>C. derbianus</i>		34,50	107,27	6,16	
Lateral		<i>C. l. ochropus</i>	40,30	95,41	0,60

	<i>C.l. lanatus</i>	36,51	43,60	4,68
	<i>C.l. ochropus</i> vs			
	<i>C.l. lanatus</i>	40,56	95,41	0,60
	<i>C. derbianus</i> vs			
	<i>C. lanatus</i>	42,75	95,41	0,60
	<i>C. philander</i> vs			
	<i>C. lanatus</i>	49,92	143,58	6,00
	<i>C. philander</i> vs			
	<i>C. derbianus</i>	49,96	143,58	1,10
Mandíbula	<i>C. l. ochropus</i>	46,36	114,09	0,71
	<i>C.l. lanatus</i>	47,72	96,00	0,99
	<i>C.l. ochropus</i> vs			
	<i>C.l. lanatus</i>	46,50	114,09	0,71
	<i>C. derbianus</i> vs			
	<i>C. lanatus</i>	46,01	114,09	0,71
	<i>C. philander</i> vs			
	<i>C. lanatus</i>	50,97	114,08	0,71
	<i>C. philander</i> vs			
	<i>C. derbianus</i>	51,12	104,54	1,11

FIGURAS

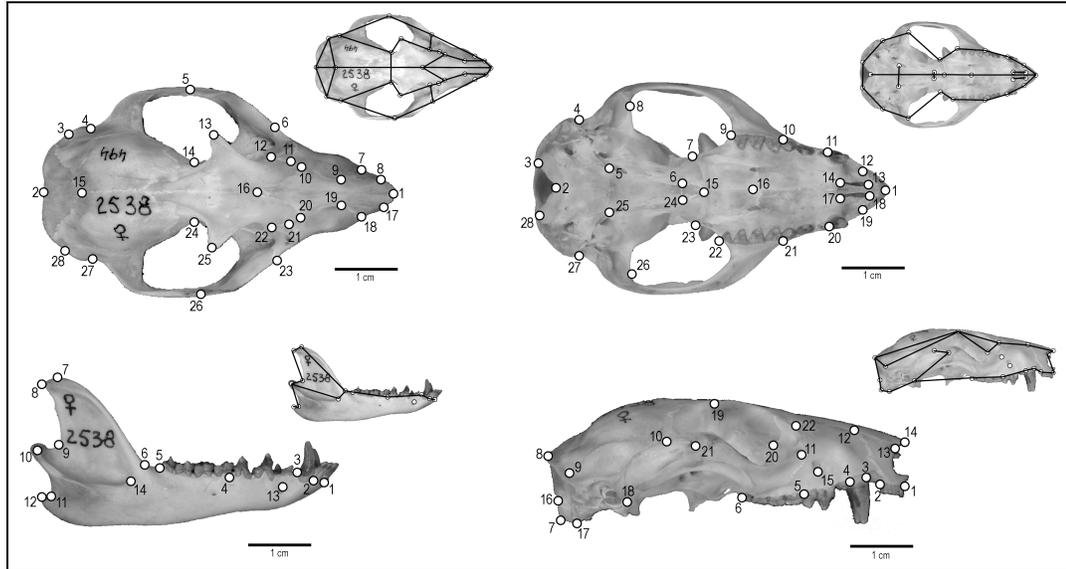


Figura 1: Marcos anatômicos digitalizados no crânio e mandíbula. Escala equivale a 1 cm. Para cada crânio são apresentados os esquemas formados por determinados marcos ligados entre si, para facilitar a visualização nas figuras subseqüentes.

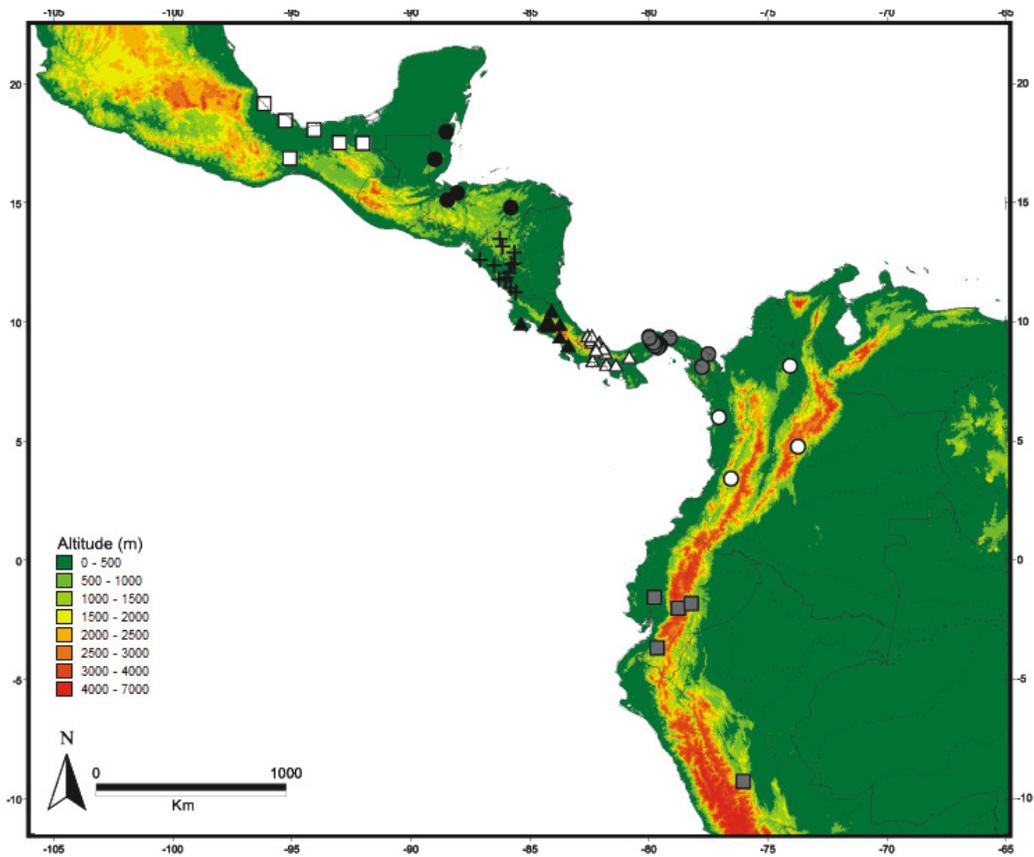


Figura 2: Distribuição geográfica e populações de *Caluromys derbianus*. Costa Rica ▲; México □; Panamá Norte △; Belize - Honduras ●; Nicarágua +; Panamá Sul ●; Colômbia ○; Equador - Peru ■.

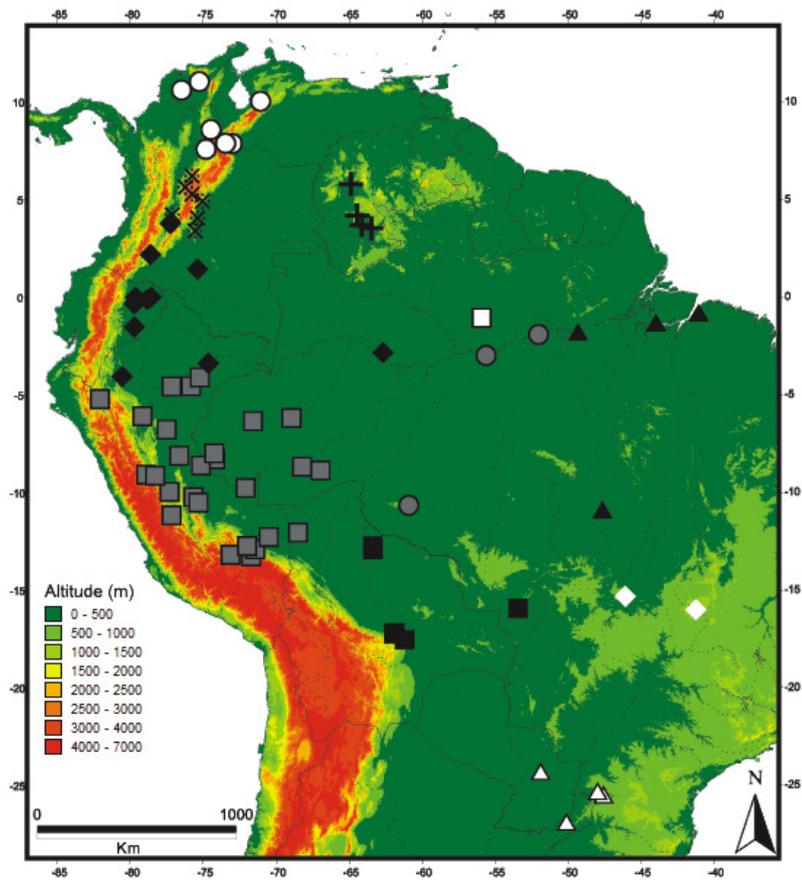


Figura 3: Distribuição geográfica e populações de *Caluromys lanatus*. Tapajós ▲; Guiana □; Brasil Sul △; Bolívia ■; Napo ◆; Venezuela Sul +; Rondônia ●; Colômbia - Venezuela ○; Colômbia Central *; Inambari ■; Brasil Central ◇

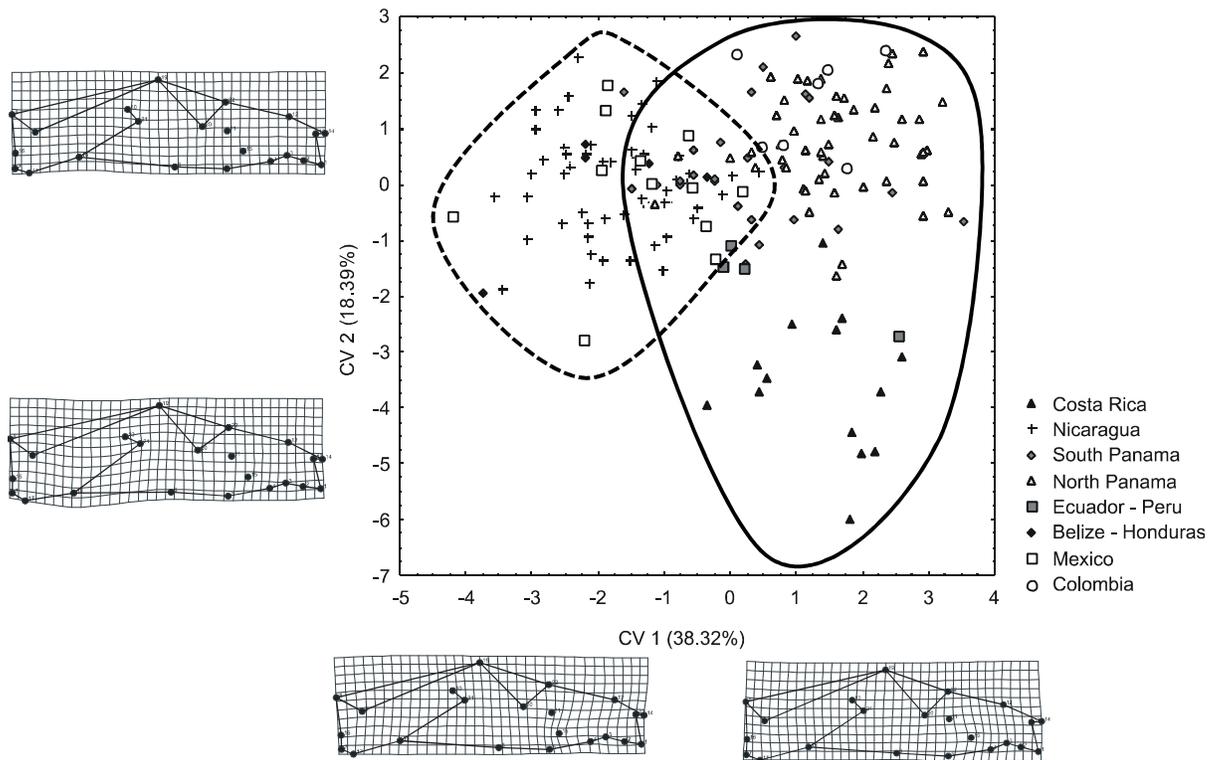


Figura 4: Escores das variáveis canônicas para vista lateral de *C. derbianus*.

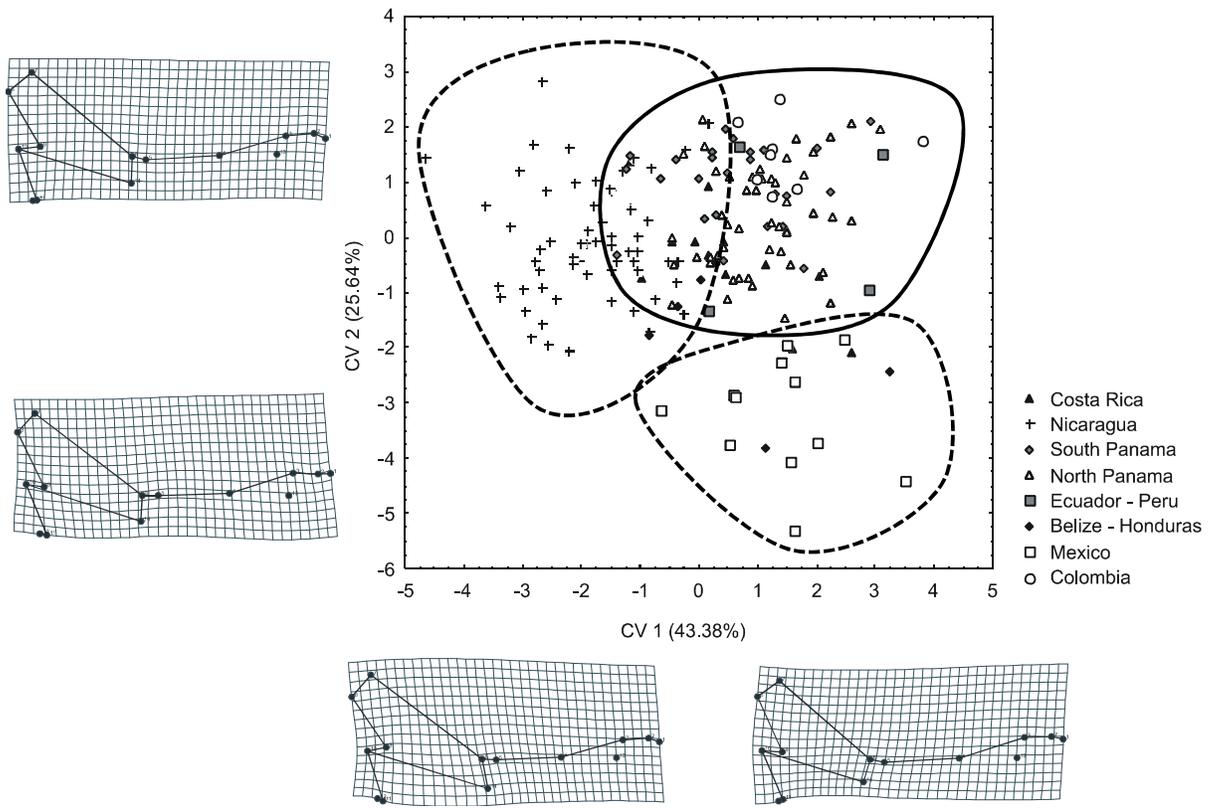


Figura 5: Escores das variáveis canônicas para mandíbula de *C. derbianus*.

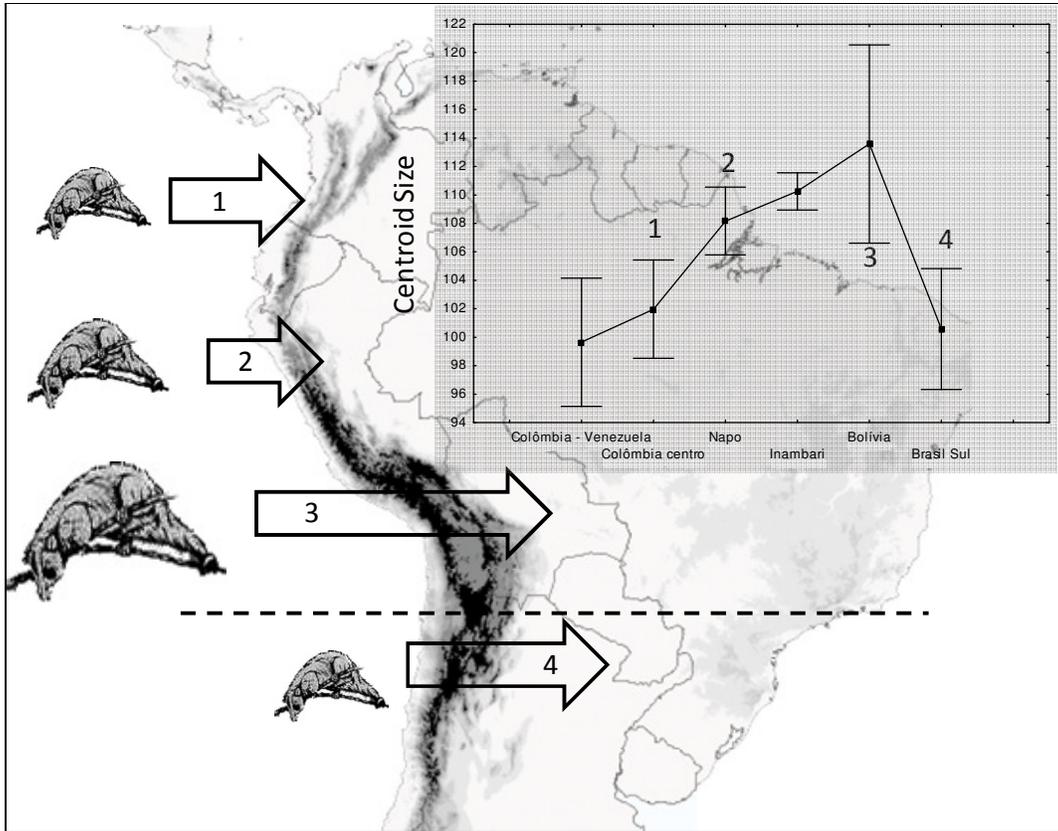


Figura 6: Variação clinal do tamanho de centróide entre as populações de *C. lanatus*.

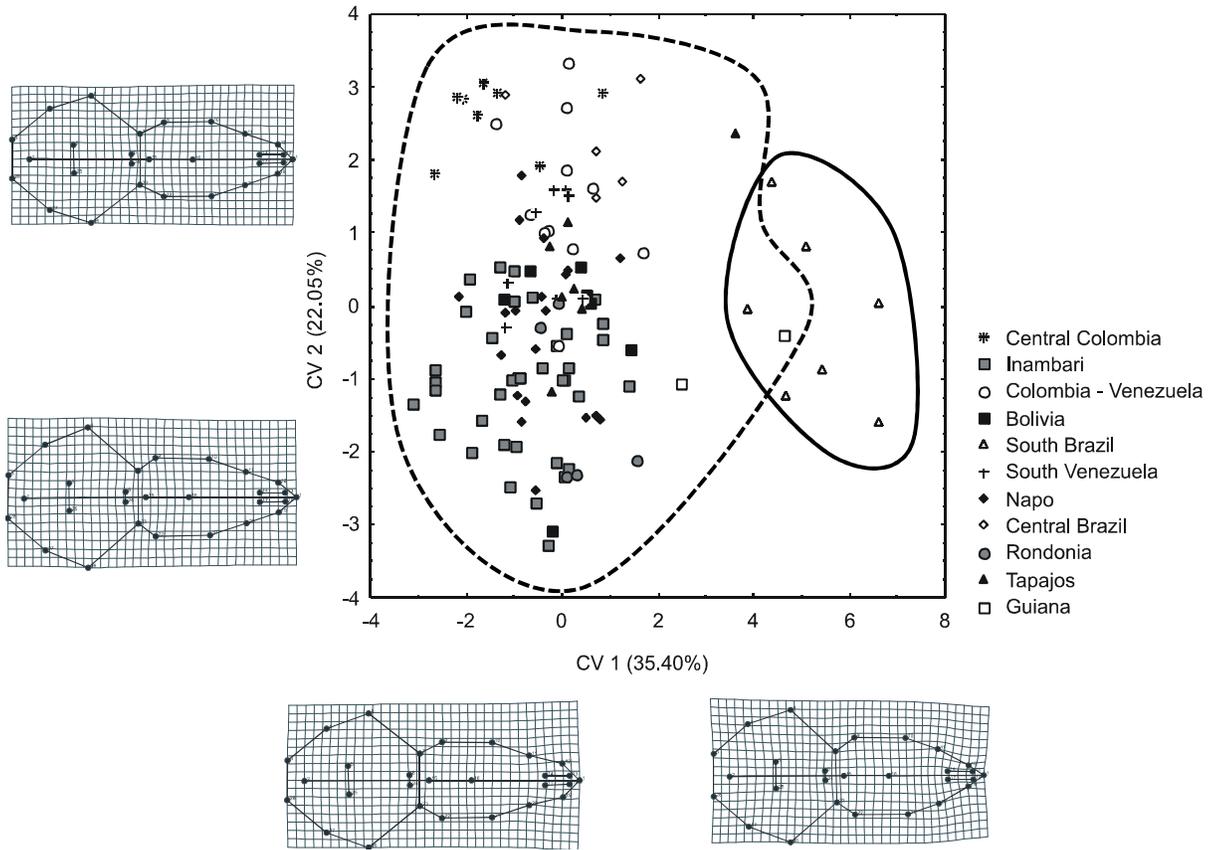


Figura 7: Escores das variáveis canônicas para vista ventral de *C. lanatus*.

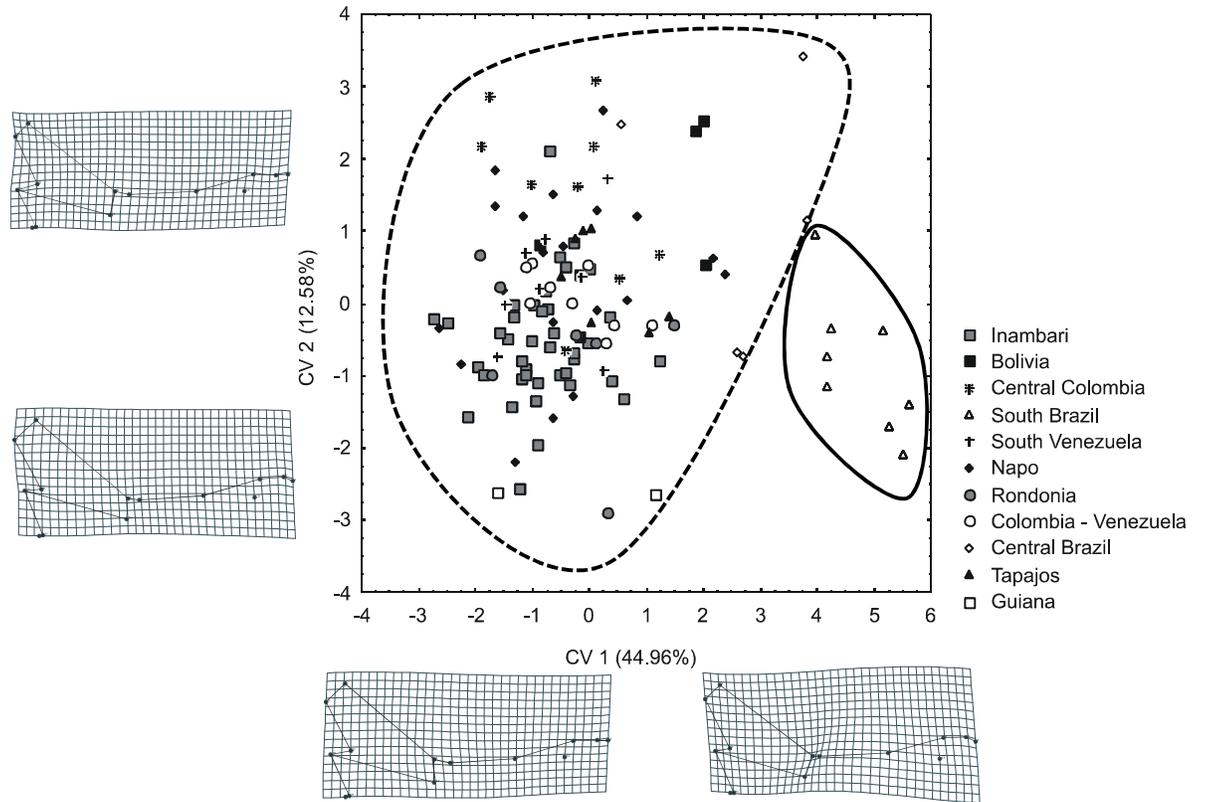


Figura 8: Escores das variáveis canônicas para mandíbula de *C. lanatus*.

LISTA DE ESPÉCIMES

Caluromys derbianus

Belize

Baking Pot (88W 55' 12"; 16N 49' 48") FMNH 106529; Lagoa Kate (88W 27' 36"; 17N 58' 48") FMNH 63886

Colômbia

Unguia (77W ; 6N) FMNH 69800, 69801, 69802, 69803, 69804; Rio Cauquita, sul de Cali (76W 31' 12"; 3N 25' 12") AMNH 14189; Alto Rio Sinú (74W 01' 12"; 8N 09') FMNH 69327; Rio Raposo (73W 40' 48"; 4N 46' 12") USNM 334676, 334678

Costa Rica

Escazu (85W 19' 48"; 9N 55' 12") AMNH 131708, 131710, 131711, 131712, 135329, 137287, 139278; Piedras Negras (84W 19' 12"; 9N 54') AMNH 139781, 139783; Finca La Lola (84W 16' 48"; 9N 54') LSUMZ 9337; 2 km noroeste de Santa Ana (84W 10' 48"; 9N 55' 48") LSUMZ 12633; San Ignacio (84W 10' 12"; 9N 49' 12") USNM 250280; San Jose (84W 06'; 9N 55' 48") AMNH 19202, 131709, KU 39247, 60447; 5 km sudeste de Turrialba (83W 40' 48"; 9N 54') KU 26927; Cerro Plano (83W 19' 48"; 9N) KU 157578, 157579; Puerto Cortez (83W 19' 12"; 9N 01' 12") AMNH 10057, 139678

Equador

Vinces (79W 43' 48"; 1S 33') AMNH 63526; Zaruma (79W 36'; 3S 40' 48") AMNH 47194; Puente del Chimbo (78W 43' 48"; 2S 01' 12) AMNH 63525; Cadeia rochosa de Inaza (78W 10' 48"; 1S 49' 12) AMNH 10058

Honduras

Santa Barbara (88W 24'; 15N 07' 12") AMNH 126134; Chamelecon (88W; 15N 25' 12") USNM 148749; Olancho (85W 45'; 14N 48') AMNH 126980

México

20 km leste-sudeste de San Jesus Carranza (96W 07' 12"; 19N 10' 12") KU 93192; 3 km sudeste de San Andres Tuxtla (95W 13' 12"; 18N 27') KU 23367, 23368, 23369, 23370, 23371, 23372, 23373; 16 milha norte de Matias Romero, Sarabia, Juchitán (95W 01' 12"; 16N 52' 12") AMNH 185756; La Venta (94W 01' 48"; 18N 04' 48") USNM 271105, 271106; 1 milha leste de Teapa (92W 57'; 17N 31' 48") LSUMZ 8105; Mayan Ruins (91W 58' 12"; 17N 30') FMNH 66918

Nicarágua

Chinandega (87W 07' 12"; 12N 37' 12") KU 110661, 105904; Lago Jilola (86W 31' 48"; 12N 22' 12") AMNH 176710, 176711, 176712, 176714, 176715; 3 km norte, 4 km oeste de

Diriamba (86W 19' 48"; 11N 46' 48") KU 110681, 110675, 110679, 114606; 5 milhas sul, Managuá (86W 16' 48"; 13N 30') KU 70160, 70161, 70162, USNM 253050; 5 km norte, Sabana Grande (86W 10' 12"; 13N 10' 12") KU114604, 114605, 96201, 96203, 96208, 97359, 97360, 97361, 97367, 97381, 97382, 97388, 98379, 114603, 116700, 116701, 96209, 96213, 97362, 97365, 97369, 97376, 97377, 97383; La Calera (86W 03' ; 11N 45') KU 108167,104503,96200, USNM 339889, 339892, 339893; Chinandega (86W 01' 12"; 11N 51); KU 110661; Los Cocos, 14 km sul de Boaco (85W 54'; 12N 04' 12") KU 114597, 114592, 114598, 114599; Finca Santa Cecilia, 6,5 km nordeste Guanacaste (85W 49' 48"; 11N 25' 48") KU 105906, 105907; Rivas (85W 49' 12"; 11N 25' 48") KU 97389, 105908; Rio Mico (85W 48'; 12N 27') KU 105901; 4 km oeste Teustepe (85W 46' 48"; 12N 25' 12") KU 114591; Santa Rosa, 17 km norte, 15 km leste Boaco (85W 40' 12"; 12N 28' 12") KU 110682, 110684, 110685; Matagalpa (85W 40' 12"; 12N 55' 12") AMNH 28831, 41395, KU 70156, 70157, 114575, 114576, 114580, 114585; 12 km norte 13 km, leste de Boaco (85W 39'; 12N 28' 12") KU 114590; Mecatepe (85W 37' 48"; 11N 15') KU 108165, 108166

Panamá

7 km sul-sudoeste de Changuinola (82W 31' 12"; 9N 25' 48") USNM 315012; Almirante (82W 22' 48"; 9N 16' 48") USNM 315009; Isla Parida (82W 19' 48"; 9N 10' 12") AMNH 18911, 18912; Bocas del Drago (82W 19' 48"; 9N 25' 12") USNM 315011; Divala (82W 19' 12"; 8N 22' 48") USNM 243413; Boquerón (82W 19' 12"; 8N 24') AMNH 18909,18910; Bocas del Toro (82W 10' 12"; 8N 49' 48") USNM 290878, 322943, 322944, 335004, 335005, 335009, 335010, 335011, 335012, 335013, 335014, 335017, 335019, 335020, 449560, 449562, 464247, 578118, 578119, 578934, 578935, 578936, 578939, 578940, 578941, 578942, 578944, 578945, 578946, 578947, 578948, 578950, 578951, 578953, 578954, 578955, 578956, 578957; Sibube (82W 04' 12"; 9N 03') USNM 335001, 335003; Cayo Agua (82W 01' 12"; 9N 09') USNM 578116, 335018; Bisira (81W 51'; 8N 54') USNM 575393; Bohio Peninsula, 4,5 km noroeste Frijoles (81W 46' 48"; 8N 43' 12") USNM 503420; 1/4 milha oeste Guabalá (81W 43' 12"; 8N 13' 12") USNM 331068; Isla Cébaco (81W 19' 48"; 8N 12') USNM 360134, 360135, 360136; La Cascadas (80W 46' 12"; 8N 31' 48") USNM 257328; Fort Sherman, 6 km oeste Cristobal (79W 57'; 9N 19' 48") USNM 456809; Camp Pina (79W 57'; 9N 22' 12") USNM 306379; Fort Davis (79W 54'; 9N 16' 48") USNM 297876; Tabernilla (79W 49' 12"; 9N 07' 12") USNM 171033; Darién (79W 46' 12"; 9N 07' 12") USNM 309256, 309257, 309258, 337951, 337952, 337953, 362315, 362316; Fort Clayton (79W 42'; 9N) USNM 302329; Estação Rio Chagres (79W 39'; 9N 09') AMNH 164491; Fort Kobbe (79W 34' 48"; 8N 55' 12") USNM 301131, 301133, 301134; Chiva-Chiva (79W 34' 48";9N 01' 48") USNM 296344; Curundu (79W 33'; 8N 58' 48") USNM 296188; Canal Zone (79W 31' 48"; 8N 58' 12") MVZ 183321, 183319, FMNH 30279; Cidade do Panamá (79W 28' 48"; 9N 01' 12") MVZ 135231, 135233; Campo France (79W 04' 48"; 9N 19' 48") USNM 303233; Jaqué (77W 43' 48"; 8N 07' 12") USNM 309256, 309257, 309258, 337951, 337952, 337953, 362315, 362316; Quebrada Venado (77W 28' 12"; 8N 39') USNM 335021, 335026, 335023, 335024

Peru

Nordeste de Tingo Maria (75W 58' 48"; 9S 16' 48") LSUMZ 17681

Caluromys lanatus

Argentina

Parque Iguazu (55W; 27S) MACN 21378

Bolivia

Isla Gargantua (68W 34' 48"; 12S 22' 48") MSB 56998; San Joaquín (64W 49' 12"; 13S 04' 12") FMNH 114649; Estancia Yutirole, 20 km sul San Joaquín (64W 48'; 13S 15') AMNH 215001; Ichilo (63W 46' 12"; 17S 30') MACN 5018, 50188; Buena Vista (63W 40' 12"; 17S 27') FMNH 25265; Santa Cruz de la Sierra (63W 10' 12"; 17S 48') AMNH 133205

Brasil

Nova Vida, margem direita, rio Juruá, Acre (72W 49' 12"; 8S 22' 12") MVZ 190250, 190251; Igarapé Porongaba, margem esquerda, rio Juruá; Acre (72W 46' 48"; 8S 40' 12") MVZ 190249; margem direita, rio Juruá, Amazonas (70W 51'; 6S 45') MVZ 190247; Altamira, margem direita, Rio Juruá, Amazonas (68W 54'; 6S 34' 48") MPEG 28000; Niterói, 2º Distrito, Acre (68W 24'; 9S 02' 24") USNM 546177; Igarapé Grande, Rio Juruá, Amazonas (67W 27'; 9S 15') MZUSP 4532; Estação Ecológica Mamirauá, rio Japurá, margem esquerda, Amazonas (64W 25' 12"; 3S 13' 12") MPEG 24566; UHE Samuel, Rondônia (63W; 11S) MZUSP 27390; Balbina, Amazonas (59W 16' 48"; 1S 31' 48") MHNCI 1727, 1728; cerca de 8 km norte, Lago Sampaio, margem esquerda, rio Madeira, Amazonas (59W 04' 48"; 3S 25' 12") AMNH 92760; rio Jauru, 2 dias acima, Porto Esperidião, Mato Grosso (57W 27' 36"; 16S 13' 12") MN 1222; Villa Bella Imperatriz, Amazonas (56W 26' 24"; 2S 21' 36") AMNH 92882, 92883, 92884, 93967; margem direita, rio Tapajós, Pará (54W 24' 36"; 2S 14' 24") AMNH 133208; Flor da Serra, Boa Vista da Aparecida, Paraná (53W 24'; 25S 25' 48") MHNCI 4206, 4207, 4208, 4209; Baixo Kuluene, Jacaré, Alto Xingu, Mato Grosso (53W 10' 48"; 11S 13' 48") MN 11705; UH Salto Caxias, Cruzeiro do Iguacu, Paraná (53W 07' 48"; 25S 37' 12") MHNCI 4210, 4211; Fazenda São Luis, 30 km norte, Barra do Garças, Mato Grosso (52W 09'; 15S 31' 48") UFMG 2538; Ilha Boiucu, Pará (50W 28' 12"; 1S 46' 12") MZUSP 4531, 4533, 4534, 4883; Anápolis, Goiás (48W 34' 48"; 16S 12') AMNH 133200, MN 20963, 4599, 4782, 4785

Colômbia

Valle de Suaza (76W 10' 12"; 1N 45') FMNH 70994, USNM 541855, 541856; 5 km norte, Villavieja, Huila (75W 10' 12"; 3N 19' 12") MVZ 114227, 113831, 114223; Natagaima (75W 04' 48"; 3N 34' 48") AMNH 75886, 76768, 76769; Magdalena (74W 30'; 10N) USNM 271317, 280900, 280906; Cundinamarca (74W 25' 48"; 4N 58' 12") USNM 544394, 544395; Boyaca (74W 06'; 5N 31' 48") FMNH 70995, 70996; Volcanes Tupana, Bogotá (74W 04'

48"; 4N 36') AMNH 143522; La Macarena, Meta (73W 55' 12"; 2N 45') FMNH 87931; San Juan de Arama, Meta (73W 49' 12"; 3N 24') FMNH 87927; Valledupar Distr., Magdalena (73W 34' 48"; 10N 25' 12") USNM 280903, 280904, 280907; Restrepo, Meta (73W 34' 12"; 4N 15') AMNH 136161; San Gil, Santander (73W 15'; 7N) FMNH 140239; Sarcula, Norte de Santander (73W; 8N) FMNH 140237; Toledo (72W 15'; 7N 18') USNM 544393.

Ecuador

Pastaza (77W; 1S 55' 12") FMNH 41444, 43176, 43177; San Jose, Napo (77W; 0S 43' 48") AMNH 68282, 182938; Santa Maria, Napo (76W 55' 12"; 0S 25' 12") FMNH 58952, AMNH 68282; Marián, Napo (76W 19' 12"; 0S 31' 12") FMNH 124595; LimonCocha, Napo (76W 09'; 0S 25' 12") USNM 528318; Villa Rica, Guairá (56W 18'; 24S 27') AMNH 66780

Peru

Bagua Chica (78W 37' 48"; 5S 37' 48") LSUMZ 21880; La Poza, Rio Santiago (77W 37' 12"; 4S 25' 12") MVZ 157608, 157611, 157612; Tarapoto (76W 28' 12"; 6S 30') MUSM 89, 90, LSUMZ 28420; Huánuco (76W 16' 12"; 9S 27') FMNH 55409; Tingo Maria (75W 49' 48"; 9S 30') FMNH 24142, MVZ 140041; Ucayali (75W 15'; 7S 10' 12") FMNH 55502, 62069, 62070; Oxapampa (75W 04' 48"; 10S 19' 48") USNM 364160; San Ramon (75W; 11S 30') MUSM 1303, FMNH 20787, AMNH 71979, 71984; Loreto (75W; 5S) AMNH 71979, 71983, 71984, 230001, 273038, 273059; Yarinacocha (74W 36'; 8S 30') LSUMZ 14024; Requena (73W 58' 48"; 4S 58' 48") MUSM 11024; Lagarto, Ucayali (73W 52' 48"; 10S 34' 48") AMNH 78951; rio Lillapichia, próximo à estação biológica "Panguana" (73W 37' 48"; 10S 52' 12") MUSM 79; Nauta (73W 33'; 4S 31' 48") FMNH 87134, 122749; Santa Rosa (73W 30'; 9S) AMNH 75912; Iquitos (73W 15'; 3S 46' 12") FMNH 87130, 87132, 87133; Cuzco (72W; 13S 30') MUSM 13407; Balta, Rio Curanja (71W 13' 12"; 10S 07' 48") LSUMZ 14025; Cosñipata (71W 10' 48"; 13S 04' 12") FMNH 84245, 84246; Marcapata (70W 58' 12"; 13S 34' 48") FMNH 68333, 68334; Quince Mil (70W 45'; 13S 13' 12") FMNH 75087, 75088, 75089; Albergue, Madre de Diós (70W 04' 48"; 12S 36') MVZ 168852

Venezuela

Merida (73W 48'; 1N) MZUSP 2529, AMNH 78101; 3 km norte, Nula (71W 55' 12"; 7N 16' 48") USNM 416932; Trujillo (70W 30'; 9N 25' 12") USNM 371280; San Juan (66W 04' 12"; 5N 15') USNM 406875, 406878; Amazonas (65W 46' 12"; 3N 39') USNM 388327, 380330; Esmeralda (65W 31' 48"; 3N 10' 12") AMNH 76970; Boca Mavaca, 68 km sudeste, Esmeralda (65W 03'; 3N 01' 12") USNM 388331, 388332, 388333, 388334