



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HIGOR LUIZ ARAÚJO DE MESQUITA

EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA DE ROEDORES SIGMODONTINAE NA AMÉRICA DO SUL

Linha de Pesquisa: Sistemática e Filogenia

João Pessoa – 2019

HIGOR LUIZ ARAÚJO DE MESQUITA

**EVOLUÇÃO CAROTÍPICA DE ROEDORES
SIGMODONTINAE NA AMÉRICA DO SUL**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Biologia da Universidade Federal
da Paraíba, para a obtenção de
Título de Mestre em Ciências
Biológicas, na área de Zoologia

Orientador: Pedro Cordeiro
Estrela de Andrade Pinto

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

M582e Mesquita, Higor Luiz Araújo de.

EVOLUÇÃO CAROTÍPICA DE ROEDORES SIGMODONTINAE NA
AMÉRICA DO SUL / Higor Luiz Araújo de Mesquita. - João
Pessoa, 2019.
62 f.

Orientação: Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto
Pinto.

Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCEN.

1. Número diplóide, Rodentia, Cricetidae. I. Pinto,
Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto. II. Título.

UFPB/BC

HIGOR LUIZ ARAÚJO DE MESQUITA

**EVOLUÇÃO CARIOTÍPICA DE ROEDORES SIGMODONTINAE NA AMÉRICA
DO SUL**

Banca examinadora:



Prof. Dr. Pedro Cordiero Estrela de Andrade Pinto (orientador)



Prof. Dr. Sávio Torres de Farias

Prof. Dr. Pablo Ariel Martinez

RESUMO

Estudos sobre evolução do caráter $2n$ foram feitos em mamíferos e nota-se a presença de certas tendências no traço. Alguns artigos sugerem que o caráter evolui sob força seletiva direcional atuando para a redução do seu valor outros mostram uma tendência para o seu aumento. A variabilidade deste traço em roedores é notável, sendo ela não só interespecífica mas também intraespecífica. Este clado também é notável por ser o mais especioso dentre os mamíferos. Apesar desta variabilidade e supostas tendências presentes no traço do grupo, não foi testado se há um direcionamento por seleção natural deste traço ou se a filogenia consegue explicar os valores deste. Portanto se faz necessário responder questões como a possível existência de uma tendência de espécies aparentadas apresentarem valores do traço mais semelhantes do que o esperado aleatoriamente na filogenia, e se este traço evolui predominantemente por evolução neutra ou por seleção natural. Nós utilizamos os métodos filogenéticos comparativos para responder tais perguntas, pois utilizam relações filogenéticas como base para analisar estatisticamente os padrões citados. Foi feito um teste de sinal filogenético e tentou-se entender qual modelo evolutivo (Brownian motion ou OrnsteinUhlenbeck) melhor explica a evolução deste traço no clado estudado. Foi feito um levantamento de todas as espécies de roedores da subfamília Sigmodontinae da América do Sul e seus respectivos cariótipos, resultando em 235 números diplóides das 384 espécies de roedores da subfamília Sigmodontinae ocorrentes no continente sul americano. Montamos uma árvore filogenética do tipo *supertree* de Sigmodontinae através de topologias de árvores de artigos já publicados resultando em uma árvore com 303 táxons terminais e utilizamos uma árvore datada para as análises. O lambda de Pagel foi significativo e detectou a presença de sinal filogenético na evolução do número diplóide em Sigmodontinae. O melhor modelo de evolução selecionado por AIC foi o Brownian motion. O trabalho contribui para o entendimento sobre a evolução do traço no clado e tenta responder, com novas ferramentas, perguntas já antes feitas mas nunca concluídas.

Palavras-chave: Número diplóide, Rodentia, Cricetidae, Rearranjo cromossômico.

ABSTRACT

Studies on the evolution of the $2n$ character were made in mammals and the presence of certain tendencies in the trait is noticed. Some articles suggest that the character evolves under selective force acting for the reduction of its value and others show a tendency towards its increase. The variability of this trait in rodents is remarkable, being not only interspecific but also intraspecific. This clade is also notable for being the most speciose of all mammals. Despite this variability and presumed tendencies present in the group, it was not tested whether there is a targeting of natural selection of this trait or if the phylogeny can explain its values. So it's therefore necessary to answer questions such as the possible existence of a tendency of related species to present trait values more similar than expected randomly in the phylogeny, and if this trait evolves predominantly by neutral evolution or by natural selection. We use comparative phylogenetic methods to answer such questions because they use phylogenetic relationships as the basis for statistically analyzing the cited patterns. A phylogenetic signal test was performed and an attempt was made to understand which evolutionary model (Brownian motion or Ornstein-Uhlenbeck) best explains the evolution of this trait in the studied clade. A survey of all rodent species of the subfamily Sigmodontinae of South America and their respective karyotypes was performed, resulting in 235 diploid numbers of the 384 rodent species of the subfamily Sigmodontinae occurring on the South American continent. We set up a supertree tree of Sigmodontinae type through topologies of trees of already published articles resulting in a tree with 303 terminal taxa and we use a dated tree for the analyzes. Pagel's lambda was significant and detected the presence of a phylogenetic signal in the evolution of the diploid number in Sigmodontinae. The best evolution model selected by AIC was the Brownian motion. The work contributes to the understanding about the evolution of the trait of the clade and tries to answer, with new tools, questions already asked but never completed.

Keywords: Diploid number, Rodentia, Cricetidae, Chromosome rearrangement.

SUMÁRIO

1. RESUMO.....	05
2. ABSTRACT.....	06
3. INTRODUÇÃO.....	08
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
4.1 Levantamento das espécies de Sigmodontinae.....	12
4.2 Levantamento do 2n	12
4.3 Árvore Filogenética	12
4.3 Montagem da supertree.....	12
4.4 Análise de Dados.....	14
5. RESULTADOS.....	15
5.1 Tabela 1 de 2n.....	18
5.2 Tabela 2 de valores dos testes de sinal filogenético e modelo evolutivo.....	34
6. DISCUSSÃO.....	34
7. CONCLUSÃO.....	36
8. REFERÊNCIAS.....	37

INTRODUÇÃO

Os cromossomos são unidades de herança dentro dos núcleos das células eucarióticas. Antes dos trabalhos mendelianos (Mendel, 1865), os citologistas observaram que durante a divisão do núcleo das células, estruturas alongadas eram formadas e estas estruturas receberam a nomenclatura de “cromossomos” anos depois, por Waldeyer (1888). *Chromos* que significa cor e *soma* corpo em grego. São feitos há mais de 150 anos trabalhos que tratam da morfologia, organização, função, evolução e variação do cromossomo pela área da biologia conhecida como citogenética (Kannan et al., 2009). Em meados da década de 50 os estudos citogenéticos foram revolucionados pelo surgimento de técnicas como a solução hipotônica e mitógenos (Ford et al., 1956). Estas técnicas permitiram notar que diferentes espécies possuíam diferentes cariótipos (Nascimento, 2018; Graphodatsky et al., 2012). Nos anos seguintes surgiram as técnicas de bandeamento cromossômico, como as bandas Q-, G-, R-, C- (Graphodatsky et al., 2012), e em seguida, técnicas de pintura cromossômica, que permitiram a identificação de homologias cromossômicas inter e intraespecíficas. Estas técnicas permitiram que inferências sobre os mecanismos de evolução cromossômica fossem testadas (Hass et al., 2011). A variação do $2n$ e N_{fa} (número diplóide e número fundamental autossômico) ao longo do tempo é dada principalmente por consequência dos rearranjos cromossômicos (Patton e Sherwood, 1983), sendo alguns deles fusão, fissão Robertsonianas e fusão em tandem - apesar de existirem outros rearranjos, esses são os principais para este trabalho por mudarem o número diplóide e número fundamental autossômico.

O grupo dos mamíferos possui muitos trabalhos publicados utilizando citogenética tratando de mutações cromossômicas (Therman, 1980; Patton e Sherwood, 1983), portanto é um grupo bastante útil para estudos sobre evolução cariotípica. As mutações cromossômicas são o principal mecanismo para gerar variabilidade cromossômica (Patton e Sherwood, 1983) e possibilitar a evolução cariotípica. A importância da evolução cariotípica é demonstrada através da relação que ela tem no processo de especiação e diferenciação fenotípica (Martinez et al., 2017; Patton e Sherwood, 1983), porém não há indícios de que

haja influência dos rearranjos cromossômicos sobre variabilidade fenotípica, apesar da localização genética e blocos cromossômicos inferirem na expressão gênica, e além disso ser hipotetizado por alguns autores (Wilson et al., 1975). Ferguson-Smith e Trifonov (2007) debatem sobre o assunto e concluem que os rearranjos tem pouca ou nenhuma influência no aumento da variabilidade fenotípica aumentando a aptidão para benefício na seleção natural, tendo uma relevância então para a especiação.

Os estudos sobre evolução abordando a separação de linhagens, taxa ou populações tem utilizado o caráter cariotípico, como o trabalho de Lopes et al. (2013) em que se verificaram através da utilização de dados moleculares e cromossômicos separações de populações de *Ctenomys minutus*, uma gradação do número diplóide em populações que apresentavam 2n diferentes; outro trabalho com o mesmo contexto é o de Rieseberg e Livingstone (2003) no qual utilizando dados de rearranjo cromossômico foi possível perceber como se deu o isolamento reprodutivo entre grupos de primatas (primeiros humanos). A evolução de grupos no contexto cariotípico tratada utilizando os rearranjos cromossômicos também é demonstrada nos trabalhos com o de Burt et al. (1999) que compara a proximidade genética entre aves e humanos através do mapeamento comparativo usando rearranjos cromossômicos. Da mesma forma Coghlan et al. (2005) mostram que os rearranjos cromossômicos geram isolamento reprodutivo, influenciando a evolução das espécies.

A ordem com maior numero de espécies dentre os mamíferos é a dos roedores, contendo 15 famílias, 154 gêneros e 711 espécies apenas no Neotrópico (Solari et al., 2012). No continente da América do Sul que apresenta cerca de 900 espécies de mamíferos (Fonseca et al., 1999), aproximadamente 42% pertencem ao clado Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae), a segunda maior subfamília de mamíferos do mundo (Weksler, 2006). Essa subfamília compreende 9 tribos destacando-se, por serem as mais especiosas, as tribos Thomasomyini com 73 espécies, Akodontini com 86 espécies e Oryzomyini com 119 espécies; cerca de 74 gêneros e 380 espécies viventes, sendo 215 endêmicas (Musser e Carleton, 2005; Reig, 1980; Patton et al., 2015).

Existe uma extensa variação cariotípica em roedores Neotropicais, conhecida desde os anos 70 (Pearson e Patton, 1976) e em constante aumento. Trabalhos com a variação cariotípica em roedores como *Calomys tener* (Bonvicino, 2010), *Akodon cursor* (Sbalqueiro e Nascimento, 1996), *Cerradomys* (Percequillo et al. 2008), *Thrichomys* (Pessôa et al., 2003), encontram variação intraespecífica e interespecífica. A variabilidade citogenética é comumente encontrada entre espécies e gêneros de roedores com cariótipos espécieespecíficos. Contudo encontramos gêneros com o $2n$ constante, a exemplos dos gêneros *Rhipidomys* e *Oxymycterus* (Mesquita, 2016). A definição de unidades taxonômicas intra e interespecífica foi complementada por filogenias moleculares, em uma abordagem integrativa, a exemplo dos gêneros *Akodon* (Golçanves et al., 2007), *Calomys* (Bonvicino et al., 2010), *Cerradomys* (Percequillo et al., 2008), *Thrichomys* (Braggio e Bonvicino, 2004), *Ctenomys* (Freitas, 1997; Freitas, 2007).

Tendo em vista entender a variabilidade cromossômica e sua evolução, Qumsiyeh (1994) pontua 3 hipóteses postuladas por autores: tendência ao aumento do $2n$, tendência à diminuição do $2n$, e ambas. A primeira é explicada pela maior quantidade de fissões, proposta por Todd (1970), onde ele postula que em um dado momento houve um aumento massivo do valor do $2n$ dos canídeos e que as fissões estavam presentes na radiação adaptativa dos mamíferos, proporcionando uma maior chance de adaptação. A segunda hipótese é embasada na maior probabilidade de fusão em humanos, onde as fissões são mais raras (Hamerton et al., 1975), extrapolando esta informação para os outros clados de mamíferos, proporcionando uma maior chance de fixação de mutações e estabelecer em locais específicos. A última hipótese se dá pela larga extensão de valor do $2n$ de alguns gêneros, como por exemplo o gênero *Microtus* que varia de $2n$: 17 até $2n$: 64, onde tanto fusões quanto fissões levaram a ter esta extensão (Modi, 1987). Segundo Gardner e Patton (1976) a evolução cariotípica é específica linhagem específica, onde por exemplo na tribo Akodontini há uma tendência a redução do valor do $2n$ e no gênero *Anotomys* uma tendência a aumento, porém linhagens mais primitivas apresentam valores de $2n$ maiores. Com esta suposição, têm-se que as espécies que possuem valor de $2n$ menores em relação a outras do seu gênero, são mais recentes na história evolutiva.

Apesar de existir uma extensa variabilidade cromossômica em roedores, pouco se sabe sobre os mecanismos que geram e mantêm esta variabilidade cariotípica. Não há evidências se esta variabilidade é gerada por seleção natural ou evolução neutra.

Mediante a problemática apresentada, nós formulamos as perguntas deste projeto: Os $2n$ de roedores Sigmodontinae apresentam “sinal filogenético”? O $2n$ dos roedores evolui de forma neutra ou sob seleção? As hipóteses formuladas para tentar responder respectivamente as perguntas foram: as espécies mais próximas filogeneticamente possuem valores de números diploides mais próximos; a seleção natural não atua na evolução dos cariótipos dos roedores (não existe um cariótipo selecionado pelo ambiente para aquela dada espécie).

Os métodos filogenéticos comparativos nos permitem testar essas hipóteses citadas, pois utilizam as relações filogenéticas como base para analisar estatisticamente os padrões de variação e/ou covariação de caracteres entre as espécies (Diniz-Filho, 2000). Blomberg e Garland (2002) definiram a tendência de espécies aparentadas assemelharem-se mais do que se assemelham com espécies aleatórias da filogenia como “sinal filogenético”.

Felsenstein (1985 e 1988) apresenta dois modelos evolutivos, que simulam a evolução de caracteres quantitativos: Brownian motion ou modelo browniano (BM) e o modelo OrnsteinUhlenbeck (OU), onde no BM o caráter evolui de forma não direcional (aleatória) de forma constante que se assemelharia ao modelo de evolução de um caractere quantitativo por evolução neutra, e no OU as mudanças aleatórias sofridas pelos caracteres ao decorrer do tempo são contrabalanceadas por uma força seletiva (Diniz-Filho e Vieira, 1988).

Neste trabalho pretende-se primeiro testar o sinal filogenético do número diplóide. Em seguida propõe-se entender qual modelo evolutivo que mais se adéqua aos dados para explicar o padrão de números diploides dos roedores Sigmodontinae da América do Sul. Serão testados modelos Browniano e seleção estabilizadora (Ornstein-Uhlenbeck).

MATERIAL DE MÉTODOS

Levantamento das espécies de Sigmodontinae

As espécies do clado Sigmodontinae utilizadas para testar sinal filogenético nos números diplóides e modelos evolutivos foram levantadas a partir de Patton et al. (2015).

Levantamento do 2n

Para testar o sinal filogenético nos números diploides e os modelos evolutivos obtivemos os valores deste traço pela procura por artigos publicados em bases bibliográficas, Web Of Knowledge, SciELO, PubMed e Google Acadêmico, usando as seguintes palavras (separadas ou combinadas): *rodents*, Rodentia, roedores, *cytogenetic*, citogenética, *karyotype*, cariótipo, *diploid number*, 2n e o nome da espécie ou gênero.

Neste projeto a procura não foi exaustiva na obtenção de todos os números diplóide e cariótipos de cada espécie, o que pode omitir uma parte da variabilidade intraespecífica.

Árvore filogenética

Foram utilizadas para as análises de modelo evolutivo e sinal filogenético três árvores diferentes. Duas delas foram construídas pelo método de *supertree*, sendo uma com politomias (árvore A) para abordar os 2n levantados para cada espécie e outra sem politomias (árvore B) selecionado o número diplóide mais frequente da espécie; a outra árvore (árvore C) utilizada foi extraída do artigo de Maestri et al. (2017) oriunda de uma análise filogenética molecular e datada por relógio molecular.

Montagem da *supertree*

Tomando como base a topologia da árvore de consenso estrito (do inglês *strict consensus tree*) com 81 espécies do trabalho de Salazar-Bravo et al. (2013), obtida na análise de máxima-parcimônia de sequências do gene IRBP de espécies de Sigmodontinae, foram adicionadas outras demais árvores e espécies da subfamília à essa árvore, formando uma *supertree* (Bininda-Emonds, 2004) (ver em Material Suplementar).

As demais topologias/espécies foram adicionadas dos seguintes trabalhos: *Abrawayaomys ruschii* (Percequillo et al., 2017); *Neomicroxus bogotensis* (Machado et al., 2015); *Phaenomys ferrugineus* (Pardiñas et al., 2014); *Abrothix illutea* e *A. lanosa* (Salazar-Bravo et al., 2013); *Akodon aerosus*, *A. affinis*, *A. albiventer*, *A. azarae*, *A. boliviensis*, *A. budini*, *A. caenosus*, *A. cursor*, *A. dolores*, *A. iniscatus*, *A. josemariarguedasi*, *A. juniensis*, *A. kofordi*, *A. lindberghi*, *A. lutescens*, *A. mollis*, *A. montensis*, *A. mystax*, *A. orophilus*, *A. paranaensis*, *A. philipmyersi*, *A. polopi*, *A. reigi*, *A. serrensis*, *A. siberiae*, *A. simulator*, *A. spegazzinii*, *A. subfuscus*, *A. toba*, *A. torques*, *A. varius* (Coyner et al., 2013); *Bibimys labiosus* e *B. torresi* (Ventura et al., 2012); *Podoxymys roraimae* (Leite et al., 2015); *Thalpomys cerradensis* (Andrade et al., 2004); *Thaptomys nigrita* (Ventura et al., 2010); *Chibchanomys orcesi* e *Ichthyomys pittieri* (Martínez et al., 2012); *Neusticomys ferreirai* (Hanson et al., 2015); *Aegialomys galapagoensis* (Machado et al., 2014); *Cerradomys goytaca*, *C. Langguthi*, *C. maracajuensis*, *C. marinhui*, *C. scotti*, *C. subflavus*, *C. vivoi* (Bonvicino et al., 2014); *Euryoryzomys emmonsae*, *E. lamia*, *E. macconnelli*, *E. nitidus*, *E. russatus* (Almeida, 2014); *Holochilus brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. sciureus*, *H. vulpinus* (Machado et al., 2013); *Hylaeamys laticeps*, *H. megacephalus*, *H. oniscus*, *H. perenensis*, *H. yunganus* (Brennand, 2015); *Neacomys dubosti*, *N. minutus*, *N. musseri*, *N. paracou* (Catzefflis e Tilak, 2009); *Nephelomys auriventer*, *N. caracolus*, *N. levipes*, *N. maculiventer*, *N. meridensis*, *N. pectoralis* (Miranda, 2007); *Nesoryzomys narboroughi* (Machado et al., 2014); *Oecomys catherinae*, *O. paricola*, *O. roberti*, *O. superans*, *O. trinitatis* (Suárez-Villota et al., 2017); *Oligoryzomys andinus*, *O. brendae*, *O. chacoensis*, *O. delicatus*, *O. destructor*, *O. flavescens*, *O. fornesi*, *O. longicaudatus*, *O. magellanicus*, *O. mattogrossae*, *O. messorius*, *O. microtis*, *O. moojeni*, *O. nigripes*, *O. rupestris*, *O. stramineus*, *O. utiaritensis* (González-Iltig et al., 2014); *Calassomys apicalis* (Machado et al., 2015); *Calomys boliviae*, *C. callidus*, *C. callosus*, *C. cerqueirai*, *C. expulsus*, *C. hummelincki*, *C. laucha*, *C. lepidus*, *C. musculus*, *C. sorellus*, *C. tener*, *C. tocantinsi*, *C. venustus* (Bonvicino et al., 2010); *Eligmodontia bolsonensis*, *E. hirtipes*, *E. moreni*, *E. morgani*, *E. puerulus*, *E. typus* (Mares et al., 2008); *Graomys chacoensis*, *G. domorum*, *G. griseoflavus* (Martinez e Gardenal, 2016); *Phyllotis amicus*, *P. andium*, *P. caprinus*, *P. darwini*, *P. definitus*, *P. gerbillus*, *P. haggardi*, *P.*

limatus, *P. magister*, *P. osgoodi*, *P. osilae*, *P. xanthopygus* (Rengifo et al., 2018); *Rhagomys rufescens* (D'Elia et al., 2006); *Rhipidomys cariri*, *R. couesi*, *R. emiliae*, *R. itoan*, *R. latimanus*, *R. leucodactylus*, *R. macconnelli*, *R. macrurus*, *R. mastacalis*, *R. nitela*, *R. tribei* (Costa et al., 2011); *Thomasomys andersoni*, *T. emeritus*, *T. kalinowskii*, *T. laniger*, *T. monochromos*, *T. niveipes*, *T. notatus*, *T. oreas*, *T. paramorum*, *T. vestitus* (Smith e Patton, 1999).

A *supertree* foi construída no formato *Newick* (Felsenstein, J., NEWICK TREE FORMAT). As árvores foram manipuladas e estruturadas através do software *Visual Studio Code* (Microsoft Corporation, 2015) com o formato *Newick*, e foram conferidas e observadas através do software *Figtree* (Rambaut, 2014).

Em concordância com a tabela de valores do número diplóide, foram feitas politomias intraespecíficas na *supertree* para ser viável a utilização de todos os $2n$ das espécies, visto que várias espécies do trabalho possuem mais de um cariótipo. Ao fazer isso, nós abordamos a variabilidade presente dentro das espécies uma vez que todos esses $2n$ representam a mesma espécie, ou seja, o mesmo ramo terminal. Omitir essa informação é omitir parte daquela espécie no projeto.

Análise de dados

Para testar a presença de sinal filogenético (1) neste conjunto de dados levantados e qual modelo evolutivo (2) melhor explica a variação do número diploide, foi utilizado o software *R* (R Core Team, 2018):

- 1- Os pacotes *ape* (Paradis e Schliep, 2018) (para o software ler as árvores), *phylobase* (Hackathon et al., 2013) (para criar o objeto *phylo4d*, no qual une-se a árvore e a tabela em um único objeto, com os valores do traço para as espécies) e *phylosignal* (Keck et al., 2016) (para rodar uma função em cima do objeto *phylo4d* e testar presença de sinal filogenético);
- 2- Os pacotes *ape* (Paradis e Schliep, 2018) (para o software ler as árvores) e *ouch* (King e Butler, 2009) (para testar qual modelo evolutivo melhor explica os dados (Brownian-motion - BM ou Ornstein Uhlenbeck - OU)).

Dentre as análises para teste do sinal filogenético, além da análise do K (Blomberg et al., 2003) foi optado também usar o Lambda de Pagel (Pagel, 1997). Segundo Molina-Venegas e Rodríguez (2017) o teste do sinal filogenético pela estatística K pode superestimar o valor do sinal filogenético quando se é utilizado em árvores com politomias, neste caso, o mais indicado é Lambda de Page.

Foi utilizado o AIC (Akaike's Information Criteria) para a escolha do modelo evolutivo que melhor explicava a evolução dos nossos dados, onde o modelo que possui o menor valor de AIC seria o modelo que melhor explica a evolução do 2n em Sigmodontinae.

O único modelo evolutivo com parâmetros variáveis foi o OU, pois é o único que possui a força seletiva atuando sobre. Foi então variado o Alpha e o Sigma.

RESULTADOS

Foi construído uma uma tabela com os números diplóides de 235 das 384 (61,2%) espécies de roedores da subfamília Sigmodontinae ocorrentes no continente sul americano (tabela 1).

De um total de 235, 33 (14%) dessas espécies possuem mais de um número diplóide, com um total de 303 cariótipos levantados. As espécies que possuem este traço com maior variabilidade são *Hylaeamys yunganus* e *Blarinomys breviceps*, com oito e sete citotipos, respectivamente.

A quantidade e proporções de espécies com o 2n levantados para cada tribo em relação ao total de Sigmodontinae foram: Akodontini com 58 espécies (24,68%); Abrotrichini com 5 espécies (2,12%); Oryzomini com 78 espécies (33,19%); Phyllotini com 46 espécies (19,57%); Reithodontini com 2 espécies (0,85%); Sigmodontini com 2 espécies (0,85%); Thomasomyini com 24 espécies (10,21%); Wiedomyini com 2 espécies (0,85%); Ichthyomyini com 3 espécies (1,27%).

As três árvores utilizadas neste trabalho possuem as seguintes quantidades de ramos terminais: árvore *supertree* com politomias (**árvore A**) com 303 ramos terminais (politomias nos ramos terminais para abranger vários os cariótipos por espécie), árvore *supertree* sem

politomias (**árvore B**) com 235 ramos terminais e a árvore proveniente do artigo de Maestri et al. (2017) (**árvore C**) com 285 ramos terminais. Apesar da grande quantidade de espécies da árvore C, 106 delas não possuíam cariótipo descrito, portanto apenas 179 espécies foram viáveis para análise. As 106 espécies excluídas foram: *Otonyctomys hattii*, *Nyctomys sumichrasti*, *Ototylomys phyllotis*, *Tylomys watsoni*, *Tylomys nudicaudus*, *Sigmodon alleni*, *Sigmodon ochrognathus*, *Sigmodon toltecus*, *Sigmodon hispidus*, *Sigmodon arizonae*, *Sigmodon mascotensis*, *Sigmodon fulviventer*, *Sigmodon leucotis*, *Sigmodon peruanus*, *Rheomys thomasi*, *Rheomys raptor*, *Neusticomys monticolus*, *Graomys centralis*, *Phyllotis wolffsohni*, *Galenomys garleppi*, *Phyllotis bonariensis*, *Phyllotis alisosiensis*, *Phyllotis anitae*, *Calomys fecundus*, *Delomys collinus*, *Delomys altimontanus*, *Abrothrix jelskii*, *Abrothrix herskovitzi*, *Abrothrix olivacea*, *Abrothrix markhami*, *Abrothrix andina*, *Abrothrix sanborni*, *Abrothrix longipilis*, *Paynomys macronyx*, *Geoxus annectens*, *Chelemys megalonyx*, *Notiomys edwardsii*, *Neomicroxus latebricola*, *Punomys kofordi*, *Rhipidomys wetzeli*, *Rhipidomys gardneri*, *Rhipidomys ipukensis*, *Chilomys instans*, *Thomasomys gracilis*, *Thomasomys aureus*, *Thomasomys ladewi*, *Thomasomys ischyurus*, *Thomasomys baeops*, *Thomasomys daphne*, *Thomasomys erro*, *Thomasomys caudivarius*, *Thomasomys cinnamomeus*, *Rhagomys longilingua*, *Oxymycterus josei*, *Oxymycterus quaestor*, *Oxymycterus hiska*, *Oxymycterus wayku*, *Oxymycterus amazonicus*, *Juscelinomys huanchacae*, *Necomys lactens*, *Necomys lenguarum*, *Necomys temchuki*, *Necomys amoenus*, *Castoria angustidens*, *Akodon mimus*, *Akodon molinae*, *Akodon dayi*, *Akodon juninensis*, *Akodon fumeus*, *Akodon sylvanus*, *Bibimys chacoensis*, *Lenoxus apicalis*, *Brucepattersonius igniventris*, *Scapteromys meridionalis*, *Oecomys auyantepui*, *Oecomys concolor*, *Oecomys cleberi*, *Oecomys mamorae*, *Oecomys rutilus*, *Oecomys rex*, *Hylaeomys acritus*, *Nephelomys keaysi*, *Mindomys hammondi*, *Nephelomys albigularis*, *Nephelomys levipes*, *Handleyomys chapmani*, *Handleyomys saturatior*, *Handleyomys guerrerensis*, *Handleyomys alfaroi*, *Handleyomys melanotis*, *Handleyomys rostratus*, *Handleyomys intectus*, *Cerradomys akroai*, *Oryzomys palustris*, *Aegialomys xanthaeolus*, *Nesoryzomys swarthi*, *Nesoryzomys fernandinae*, *Tanyuromys aphrastus*, *Eremoryzomys polius*, *Oligoryzomys fulvescens*, *Oligoryzomys vegetus*,

Oligoryzomys delticola, *Oligoryzomys eliurus*, *Oreoryzomys balneator*, *Neacomys guianae*, *Rattus norvegicus*. Os gêneros *Thomasomys* e *Sigmodon* foram o mais defasados com 9 espécies excluídas. Para poder analisar, também foi preciso retirar as 56 espécies da tabela de 2n que não estavam presentes na árvore C, foram: *Abrawayaomys ruschii*, *Chinchillula sahamae*, *Neomicroxus bogotensis*, *Phaenomys ferrugineus*, *Chelemys macronyx*, *Pearsonomys annectens*, *Chibchanomys orcesi*, *Ichthyomys pittieri*, *Neusticomys ferreirai*, *Aegialomys galapagoensis*, *Nephelomys auriventer*, *Nephelomys caraculus*, *Nephelomys levipes*, *Nephelomys maculiventer*, *Nephelomys meridensis*, *Nephelomys pectoralis*, *Reithrodon auritus*, *Reithrodon typicus*, *Euneomys petersoni*, *Akodon caenosus*, *Akodon josemariarguedasi*, *Akodon juniensis*, *Akodon serrensis*, *Bibimys torresi*, *Bucepattersonius griserufescens*, *Bucepattersonius misionensis*, *Bucepattersonius paradisus*, *Deltamys araucaria*, *Oxymycterus caparaoe*, *Holochilus vulpinus*, *Hylaeamys oniscus*, *Microryzomys altissimus*, *Nectomys grandis*, *Nectomys palmipes*, *Nectomys rattus*, *Oligoryzomys delicatus*, *Oligoryzomys mottogrossae*, *Oligoryzomys messorius*, *Oligoryzomys utiaritensis*, *Andalgalomys roigi*, *Calomys boliviae*, *Calomys callidus*, *Graomys chacoensis*, *Phyllotis definitus*, *Phyllotis haggardi*, *Phyllotis osgoodi*, *Tapecomys wolffsohni*, *Aepeomys reigi*, *Rhipidomys couesi*, *Thomasomys emeritus*, *Thomasomys kalinowskii*, *Thomasomys laniger*, *Thomasomys monochromos*, *Thomasomys niveipes*, *Thomasomys paramorum*, *Thomasomys vestitus*. As porcentagens de representatividade tribos na árvore C são: Akodontini com 47 espécies (26,25%); Abrotrichini com 3 espécies (1,67%); Oryzomyini com 62 espécies (34,63%); Phyllotini com 38 espécies (21,22%); Sigmodontini com 2 espécies (1,11%); Thomasomyini com 15 espécies (8,37%); Wiedomyini com 2 espécies (1,11%).

Como resultante dos testes de Sinal Filogenético, o valor de K (árvore A – K=1,43; árvore B – K=1,11) e Lambda (árvore A – Lambda=1,08; árvore B – Lambda=1,07) a mostraram que o traço 2n apresenta sinal filogenético nas análises que utilizaram a *supertree*. Já na análise utilizando a árvore de Maestri et al. (2017), o valor de K (árvore C – K=0,69) não mostra sinal filogenético para o traço, apesar do Lambda (árvore C – Lambda=0,97) mostrar (ver tabela 2).

No teste dos modelos evolutivos que melhor explicam a evolução do 2n na subfamília

Sigmodontinae, o modelo explicou melhor a evolução do grupo segundo a análise foi Ornstein-Uhlenbeck com a árvore C, visto uma diferença no AIC (Akaike's Information Criteria) entre o BM (Brownian Motion - 1374.338) e OU (Ornstein-Uhlenbeck - 1370.39). O modelo OU foi testado com variações, onde os valores de Alpha e Sigma foram alterados para testar diferentes modelos de evolução do traço no clado, porém não conseguiu obter um melhor resultado que o BM para análises com a *supertree*. Os resultados dos testes estão mostrados na Tabela 2.

Tabela 1: Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Gênero	Espécie	2n	Nfa	Referência
Incertae sedis				
Abrawayomys	ruschii	58	56	Pereira et al., 2008
Andinomys	edax	56	56-58	Pearson e Patton, 1976
Chinchillula	sahamae	60	64	Pearson e Patton, 1976
Delomys	dorsalis	82	80	Zanchin et al., 1992
Delomys	sublineatus	72	90	Zanchin et al., 1992
Euneomys	chinchilloides	36		Lizarralde et al., 1994
Euneomys	mordax	42	66	Ojeda et al., 2005
Euneomys	peteroni	36	66	Reise e Gallardo, 1990
Irenomys	tarsalis	64	98	Ojeda et al., 2004
Juliomys	pictipes	36	34	Bonvicino e Otazu, 1999

Juliomys	rimofrons	20	34	Oliveira e Bonvicino, 2002
Juliomys	ossitenuis	20	36	Paresque et al., 2009
Neomicroxus	bogotensis	35-37	48	Barros e Reig, 1979

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Neotomys	ebriosus	70	72	Pearson e Patton, 1976
Phaenomys	ferrugineus	78	114	Bonvicino et al., 2001
Tribo Abrotrichini				
Abrothrix	illutea	52	56	Liascovich et al., 1989
Abrothrix	lanosa	52	56	Feijoo et al., 2008
Chelemys	macronyx	58	62	Ojeda et al., 2005
Geoxus	valdivianus	52	58	Pearson, 2009
Pearsonomys	annectens	56	62	D'Elía et al., 2006
Tribo Akodontini				
Akodon	aerosus	22, 38 e 40		Patton e Smith, 1992
Akodon	affinis	24		Quiceno, 1993
Akodon	albiventer	40		Bianchi et al., 1971

Akodon	azarae	38	38	Ventura et al., 2006
Akodon	boliviensis	40	40 e 42	Myers et al., 1990
Akodon	budini	38	40	Myers e Patton, 1989
Akodon	caenosus	34	40	Barquez et al., 1980
Akodon	cursor	14/15/16	1821/20-24/23, 24	Sbalqueiro e Nascimento, 1996
Akodon	dolores	34	40	Tiranti, 1998

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Akodon	iniscatus	34 e 33	42	Barros et al., 1990
Akodon	josemariarguedasi	22	40	Pacheco et al., 2012
Akodon	juninensis	40	40	Myers et al., 1990
Akodon	kofordi	40	40	Myers e Patton, 1989
Akodon	lindberghi	42	42	Ventura et al., 2006
Akodon	lutescens	40	40	Myers et al., 1990
Akodon	mollis	22, 36 e 38		Patton e Smith, 1992
Akodon	montensis	24	42	Di-Nizo et al., 2014
Akodon	mystax	42	42	Golçanves et al., 2007

Akodon	orophilus	26	40	Jiménez et al., 2013
Akodon	paranaensis	44	44	Bonvicino, 2011
Akodon	philipmyersi	36	42	Pardinãs et al., 2005
Akodon	polopi	40	40	Braun et al., 2010
Akodon	reigi	44	44	González et al., 1998
Akodon	serrensis	46	46	Ventura et al., 2006

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Akodon	siberiae	38	40	Myers e Patton, 1989
Akodon	simulator	38, 39, 40, 41 e 42	42	Liascovich et al., 1990
Akodon	spgazzinii	40	40,41	Barquez et al., 1980
Akodon	subfuscus	40	40	Myers et al., 1990
Akodon	toba	42, 43	44	Myers et al., 1990
Akodon	torques	22, 24, 26		Patton e Smith, 1992
Akodon	varius	41 e 42	42	Barquez et al., 1980

Akodon	sp.	10		Silva et al., 2006
Bibimys	labiosus	70	80	Gonçalves et al., 2005
Bibimys	torresi	70	76	Dyzenchauz e Massarini, 1999
Blarinomys	breviceps	28, 31, 34, 37, 43, 45 e 52	50	Ventura et al., 2012
Brucepattersonius	griserufescens	52	52	Bonvicino, 2011
Brucepattersonius	iheringi	52	52	Bonvicino, 2011
Brucepattersonius	misionensis	52		Mares e Braun, 2000
Brucepattersonius	paradisus	52		Mares e Braun, 2000

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Brucepattersonius	soricinus	52	52	Di-Nizo et al., 2014
Deltamys	kempi	male: 37, female: 37 e 38	38	Sbalqueiro et al., 1984
Deltamys	araucaria	34	34	Quintela et al., 2017
Kunsia	tomentosus	44	42	Miranda et al., 1999
Necomys	lasiurus	34	34	Bonvicino et al., 2005
Necomys	obscurus	34		Bianchi et al., 1970

Necromys	urichi	18	32	Reig et al., 1971
Oxymycterus	caparaoe	54		Bonvicino et al., 2002
Oxymycterus	dasytrichus	54	64	Moreira et al., 2009
Oxymycterus	delator	54	62	Bonvicino et al., 2005
Oxymycterus	nasutus	54	64	Quintela et al., 2012
Oxymycterus	paramensis	54	64	Kajon et al..1984
Oxymycterus	rufus	54		Bonvicino et al., 1998
Podoxymys	roraimae	16	26	Pérez- Zapata et al., 1992

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Scapteromys	aquaticus	32	40	Bonvicino et al., 2013
Scapteromys	tumidus	24	40	Freitas et al., 1984
Thalpomys	cerradensis	36	34	Andrade et al., 2004
Thalpomys	lasiotis	38	38	Andrade et al., 2004
Thaptomys	nigrita	52	52	Bonvicino, 2011
Tribo Ichthyomyini				

Chibchanomys	orcesi	92	98 ou 100	Gardner, 1971
Ichthyomys	pittieri	92	98	Schmid et al., 1988
Neusticomys	ferreirai	92	98	Percequillo et al. 2005

Tribo Oryzomyini

Aegialomys	galapagoensis	56	58	Gardner e Patton, 1976
Amphinectomys	savamis	50	66	Malygin et al., 1994
Cerradomys	goytaca	54	66	Tavares et al., 2011
Cerradomys	langguthi	46 e 4850	56	Maia et al., 1981; Percequillo et al., 2008
Cerradomys	maracajuensis	56	58	Bonvicino et al. 1999
Cerradomys	marinhui	56	54	Bonvicino, 2003
Cerradomys	scotti	58	70 a 72	Bonvicino et al. ,1999

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Cerradomys	subflavus	58	70	Bonvicino et al., 1999
Cerradomys	vivoi	50	62, 63	Percequillo et al., 2008
Drymoreomys	albimaculatus	62	62	Suárez-Villota et al., 2013
Euryoryzomys	emmonsae	80	86	Bonvicino et al., 2008

Euryoryzomys	lamia	58	82	Bonvicino et al., 1998
Euryoryzomys	macconnelli	64	70	Patton et al., 2000
Euryoryzomys	nitidus	80	86	Patton et al., 2000
Euryoryzomys	russatus	80	86	Di-Nizo et al., 2014
Holochilus	brasiliensis	55; 56 a 58	56	Freitas et al., 1983; YonenagaYassuda et al. 1987a; Bonvicino et al. 2008
Holochilus	chacarius	48 a 56	56 a 60	Vidal et al. 1976; Bonvicino et al., 2008; Gonçalves et al., 2015
Holochilus	sciureus	55 e 56	56	Aniskin, 1994

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Holochilus	vulpinus	35 a 39	57 a 61	Nachman, 1992
Hylaeamys	laticeps	48	60	Weksler et al., 1999
Hylaeamys	megacephalus	54	62	Musser et al., 1998
Hylaeamys	oniscus	52	62	Maia, 1990

Hylaeamys	perenensis	52	62	Patton et al., 2000
Hylaeamys	yunganus	52 a 59; 58	64 a 67; 62	Musser et al., 1998; Patton et al., 2000;
Lundomys	molitor	52	58	Freitas et al., 1983
Melanomys	caliginosus	56	58	Gardner e Patton, 1976
Microakodontomys	transitorius	38	46	Paresque R, Hanson JD (2015) Genus Microakodontomys. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (Eds) Mammals of South America. Volume 2: Rodents. University of Chicago Press, 354–355.
Microryzomys	altissimus	57	58	Gardner e Patton, 1976
Microryzomys	minutus	58		Kiblisky, 1969
Neacomys	dubosti	62		Voss et al., 2001
Neacomys	minutus	35 e 36	40	Patton et al., 2000

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Neacomys	musseri	34	64 ou 68	Patton et al., 2000
Neacomys	paracou	56		Voss et al., 2001

Neacomys	spinosus	64	68	Patton et al., 2000
Nectomys	apicalis	40; 38	40; 40	Bonvicino e Gardner 2001; Gardner e Patton, 1976
Nectomys	grandis	34	40	Gómez- Laverde et al., 1999
Nectomys	palmipes	16, 17	25 e 2628, 29	Barros et al., 1992
Nectomys	rattus	52	52	Bonvicino et al., 2005
Nectomys	squamipes	52, 56, 57 e 58; 53	52(when 2n:52), 56 (when 2n:56); 54	Yonenaga- Yassuda et al., 1988; Barros et al., 1992
Nephelomys	auriventer	70	84	Gardner e Patton, 1976
Nephelomys	caraculus	66	90	Aguilera et al., 1995
Nephelomys	levipes	80	92 a 94	Gardner e Patton, 1976
Nephelomys	maculiventer	66	112	Gardner e Patton, 1976
Nephelomys	meridensis	66	104	Aguilera et al., 1995
Nephelomys	pectoralis	66	94	Gardner e Patton, 1976

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Nesoryzomys	narboroughi	32	50	Gardner e Patton, 1976
Oecomys	bicolor	80	138	Gardner e Patton, 1976
Oecomys	catherinae	60	62/64	Asfora et al., 2011
Oecomys	paricola	68, 70	72, 72 e 76	Rosa et al., 2012
Oecomys	roberti	80	114	Patton et al., 2000
Oecomys	superans	80	108	Patton et al., 2000
Oecomys	trinitatis	58	96	Patton et al., 2000
Oligoryzomys	andinus	60	70	Gardner e Patton, 1976
Oligoryzomys	brendae	58	74	Espinosa e Reig, 1991
Oligoryzomys	chacoensis	58	74	Myers e Carleton, 1981
Oligoryzomys	delicatus	62; 60	74 e 76; 72	Gardner e Patton, 1976; Baker et al., 1983
Oligoryzomys	destructor	60	76	Gardner e Patton, 1976
Oligoryzomys	flavescens	64-66	66-68	Weksler e Bonvicino, 2005
Oligoryzomys	fornesi	62	64	Weksler e Bonvicino, 2005

Oligoryzomys	longicaudatus	56	66	Espinosa e Reig, 1991
--------------	---------------	----	----	--------------------------

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Oligoryzomys	magellanicus	54	66	Gallador e Patterson, 1985
Oligoryzomys	mattogrossae	62	64	Weksler e Bonvicino, 2005
Oligoryzomys	messorius	66	74	Andrades- Miranda et al., 2001
Oligoryzomys	microtis	64	66	Gardner e Patton, 1976
Oligoryzomys	moojeni	70	74 ou 76	Lima et al., 2003
Oligoryzomys	nigripes	62	78- 82	Paresque et al., 2007
Oligoryzomys	rupestris	44 a 46	52 e 53	Silva e YonenagaYassuda, 1997
Oligoryzomys	stramineus	52	68- 69	Weksler e Bonvicino, 2005
Oligoryzomys	utiaritensis	72	76	Agrellos et al., 2012
Oryzomys	couesi	56		HersHKovitz, 1987
Pseudoryzomys	simplex	56	54	Bonvicino et al., 2005
Scolomys	melanops	60	78	Patton e Silva, 1995
Scolomys	ucayalensis	50	68	Patton e Silva, 1995

Sigmodontomys	alfari	56	54	Gardner e Patton, 1976
Sooretamys	angouya	58	60	Andrades- Mirana et al., 2001
Transandinomys	bolivaris	58	80	Gardner e Patton, 1976

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Transandinomys	talamancae	34	64	Musser et al., 1998
Zygodontomys	brevicauda	82; 82; 84, 86	94; 116; 96 a 98, 96 a 100	Bonvicino et al., 2008; Bonvicino et al., 2003; Mattevi et al., 2002;

Tribo Phyllotini

Andalgalomys	olrogi	60	116	Williams e Mares, 1978
Andalgalomys	pearsoni	76 e 78		Patton et al., 2015
Andalgalomys	roigi	60	116	Patton et al., 2015
Auliscomys	boliviensis	22	30	Pearson e Patton, 1976
Auliscomys	pictus	28	30	Pearson, 1972
Auliscomys	sublimis	28	30	Pearson, 1972
Calassomys	apicalis	62	116	Pardiñas et al., 2014

Calomys	boliviae	54	66	Salazar-Bravo et al., 2002
Calomys	callidus	48	66	Bonvicino et al., 2010
Calomys	callosus	50	66	Bonvicino et al., 2010
Calomys	cerqueirai	38	66	Bonvicino et al., 2010
Calomys	expulsus	66	68	Bonvicino et al., 2010

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Calomys	hummmelincki	60	64	Pérez- Zapata et al., 1987
Calomys	laucha	72	68	Brum-Zorrilla et al., 1990
Calomys	lepidus	36	68	Pearson e Patton, 1976
Calomys	musculus	38	72	Ciccioli, 1991
Calomys	sorellus	64	68	Pearson e Patton, 1976
Calomys	tener	66	66	Bonvicino et al., 2010
Calomys	tocantinsi	46	66	Bonvicino et al., 2010
Calomys	venustus	56	66	Ortiz et al., 2007
Eligmodontia	bolsonensis	44	44	Lanzone et al., 2007
Eligmodontia	dunaris	50	48	Lanzone et al., 2016

Eligmodontia	hirtipes	50	48	Pearson e Patton, 1976
Eligmodontia	moreni	52	50	Lanzone et al., 2007
Eligmodontia	morgani	32, 33 e 34	32	Zambelli et al., 1992
Eligmodontia	puerulus	31, 32, 33, 35, 36 e 37	48	Lanzone et al., 2011
Eligmodontia	typus	44	44	Zambelli et al., 1992

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Graomys	chacoensis	42	46	Martínez et al., 2010
Graomys	domorum	28	46	Pearson e Patton, 1976
Graomys	griseoflavus	33, 34, 35, 36, 37 e 38	44 e 45	Lanzone et al., 2014
Loxodontomys	micropus	34, 32	36, 34	Spotorno et al., 1998
Phyllotis	amicus	38	72	Pearson, 1972
Phyllotis	andium	64	72	Pearson, 1972
Phyllotis	caprinus	38	72	Pearson e Patton, 1976
Phyllotis	darwini	38	71/72	Pearson e Patton, 1976
Phyllotis	definitus	54	72	Pearson, 1972

Phyllotis	gerbillus	38	72	Pearson, 1972
Phyllotis	haggardi	38	72	Pearson, 1972
Phyllotis	limatus	38	72	Pearson, 1972
Phyllotis	magister	38	72	Pearson, 1972
Phyllotis	osgoodi	40	76	Spotorno e Walker, 1979
Phyllotis	osilae	70	68	Pearson, 1972
Phyllotis	xanthopygus	38	70 a 72	Labaroni et al., 2014
Salinomys	delicatus	18	32	Lanzone et al., 2005
Tapecomys	primus	56	76	Anderson e Yates, 2000
Tapecomys	wolffsohni	54	72	Anderson e Yates, 2000
Tribo Reithrodontini				
Reithrodon	auritus	34	32	Ortells et al., 1988
Reithrodon	typicus	28	40	Ortells et al., 1988

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Tribo Sigmodontini				
Sigmodon	alstoni	78, 80 e 82		Voss, 1992
Sigmodon	hirsutus	52		Kiblisky, 1969.
Tribo Thomasomyini				
Aepeomys	lugens	28	48	Aguilera et al., 2000
Aepeomys	reigi	44	46	Ochoa et al., 2001
Rhagomys	rufescens	36	50	Testoni et al., 2010

Rhipidomys	cariri	44	50	Geise et al., 2010
Rhipidomys	couesi	44	48	Aguilera et al., 1994
Rhipidomys	emiliae	44	52	Silva e YonenagaYassuda, 1999
Rhipidomys	itoan	44	48, 49, 50	Costa et al., 2011
Rhipidomys	latimanus	44	48	Gardner e Patton, 1976
Rhipidomys	leucodactylus	44	46	Patton et al., 2000
Rhipidomys	macconnelli	44	50	Aguilera et al., 1994
Rhipidomys	macrurus	44	48	Pereira e Geise, 2007
Rhipidomys	mastacalis	44	74	Zanchin et al., 1992

Tabela 1 (continuação): Cariótipos publicados dos roedores Sigmodontinae da América do Sul e suas referências.

Rhipidomys	nitela	48; 50	68; 71,72	Andrades-Miranda et al., 2002; Silva and YonenagaYassuda, 1999
Rhipidomys	Triboi	44	50	Zanchin et al., 1992
Thomasomys	andersoni	44	42	Salazar-Bravo e Yates, 2007

Thomasomys	emeritus	42	40	Aguilera et al., 2000
Thomasomys	kalinowskii	44	44	Gardner e Patton, 1976
Thomasomys	laniger	40	40	Gómez-Laverde et al., 1997
Thomasomys	monochromos	42	42	Gardner e Patton, 1976
Thomasomys	niveipes	24	42	Gómez-Laverde et al., 1997
Thomasomys	notatus	44	44	Gardner e Patton, 1976
Thomasomys	oreas	44	44	Gardner e Patton, 1976
Thomasomys	paramorum	44	42	Haynie et al., 2006
Thomasomys	vestitus	44	42	Aguilera et al., 2000
Tribo Wiedomyini				
Wiedomys	cerradensis	60	88	Bezerra et al., 2013
Wiedomys	pyrrhorhinos	62	86 ou 90	Gonçalves et al., 2005

Tabela 2: Valores dos resultados dos testes de Sinal Filogenético e Modelo Evolutivo para cada um dos conjuntos de dados utilizados.

	Sinal Filogenético	Modelo Browniano	Modelo OU
Árvore e tabela com politomias	K=1.43 / p=0,01; Lambda=1.08; p=0.001	sigma=660.50 / AIC=2285.623	alpha=0.63; sigma=726.09; theta=33.58 / AIC=2288.65

Árvore e tabela sem politomias (ct1)	K=1.12 / p=0.001; Lambda=1.07 / p=0.001	sigma=750.33 / AIC=1814.86	alpha=1.42; sigma=934.72; theta=43.83 / AIC=1813.75
Árvore e tabela sem politomias (ct2)	K=1.12 / p=0.001; Lambda=1.07 / p=0.001	sigma=753.48 / AIC=1815.83	alpha=1.41; sigma=935.99; theta=43.00 / AIC=1814.57
Árvore e tabela sem politomias (ct3)	K=1.13/ p=0.001; Lambda=1.07 / p=0.001	sigma=766.57 / AIC=1819.86	alpha=1.31; sigma=937.74; theta=40.94 / AIC=1818.85
Árvore Maestri et al., (2017) e tabela ct1	K=0.69/ p=0.001; Lambda=0.97 / p=0.001	sigma=487.2233 / AIC=1374.33	alpha=1.35; sigma=680.13; theta=53.492 / AIC=1370.39

DISCUSSÃO

A variabilidade do traço no clado é evidente e mostrada em diversos trabalhos (Bonvicino, 2011; Mesquita, 2016; Freitas, 1997; Di-Nizo et al., 2014). Essa variabilidade é uma característica presente em alguns grupos, mas não em todos (ver *Rhipidomys* – Carvalho et al., 2012). Apesar da variabilidade do traço, vários artigos de dados citogenéticos de roedores mostram clados próximos apresentando valores de 2n semelhantes (ver Mesquita, 2016; Bonvicino, 2011). A partir da análise dos dados nós pudemos confirmar isto em parte, com o valor de Lambda e K próximo a 1 em todas as análises, que indica a presença de sinal filogenético no traço 2n da subfamília, com exceção do valor de K na análise que utilizou a árvore C (ver Tabela 2).

Segundo as análises de modelos evolutivos com a supertree, o traço 2n em roedores sigmodontíneos evolui de forma neutra, o que nos permite afirmar que não há uma pressão seletiva significativa para um número diplóide ótimo.

De forma contrária, na análise que utilizou a árvore de Maestri et al. (2017), a distribuição dos valores de 2n é menos heterogênea dentro do clado (como observamos na Tabela 1) e, apresenta uma menor variabilidade. O valor de Theta (parâmetro que mensura o valor ótimo do traço quando evolui por sob seleção) é ausente nos testes que não usaram a árvore de Maestri et al. (2017), visto que o modelo Browniano melhor se aplica para explicar a evolução deste traço.

Os dados da árvore C podem estar tendendo a se adequar mais ao modelo OU por ter reduzido a variabilidade das tribos e/ou gêneros. Uma solução para isso seria rodar as análises individualmente com as tribos e comparar, porém, durante o mestrado, nós tentamos analisar a tribo Phyllotini (47 espécies) e o p não foi significativo, provavelmente pela quantidade baixa de espécies.

Como podemos ver na tabela 2, a comparação entre análise utilizando árvore filogenética com e sem politomia é notável. O valor do AIC muda em mais de 200 unidades e o valor do K aumenta em mais 0.3 unidades. Isto nos permite afirmar que as politomias têm uma influência negativa na utilização destas análises.

Desde meados da década de 70, alguns estudos mostram uma tendência comum de ocorrer o rearranjo cromossômico do tipo fusão Robertsoniana (Benirschke, 1969; Holmquist et al., 1979; Kato et al., 1972; Paresque et al., 2009; Slijepcevic, 1998), ou seja, uma tendência à diminuição do número diplóide em mamíferos, principalmente em roedores. Bianchi et al. (1970) no trabalho com roedores da tribo Akodontini, mostram que a melhor hipótese para explicar a evolução citogenética deste grupo é a redução do número diplóide através dos vários eventos de fusão centríca, algo que é mais específico deste grupo. Em um trabalho com o gênero *Holochilus*, Freitas et al. (1983) afirmam também esta tendência a redução do valor do $2n$ através de fusões e mostram que em outros gêneros como *Micromys* (Jüdes, 1981) essa característica se repete. Hafner e Hafner (1983) também sugerem a fusão Robertsoniana como o mecanismo predominante para explicar a evolução do cariótipos de roedores da família Geomyidae.

Contrário a hipótese de redução do número diploide, Todd (1970) menciona que em um dado momento houve um aumento massivo do valor do $2n$ dos canídeos e que as fissões estavam presentes na radiação adaptativa dos mamíferos, proporcionando uma maior chance de adaptação.

Em uma hipótese que acata mecanismos de fusão e fissão, ou seja redução e aumento do número diplóide, Ferguson-Smith e Trifonov (2007) mencionam a possibilidade de evolução cariotípica pela fusão de dois cromossomos acrocêntricos em um metacêntrico e a fissão de

um metacêntrico em dois acrocêntricos, e mostram que durante a evolução dos mamíferos vários episódios de fissão e fusão ocorreram.

Em seu trabalho sobre evolução morfológica e numérica de cromossomos em mamíferos, Qumsiyeh (1994) discute muito bem sobre as possíveis forças que podem gerar uma direção para a evolução cariotípica. Em sua discussão ele cita que a chave da existência da variabilidade cromossômica no clado são as recombinações, onde em algumas espécies a fissão Robertsoniana atua (até do mesmo gênero – ver gênero *Akodon* na tabela 1) e em outras a fusão Robertsoniana está presente, por isso alguns gêneros mostram uma distância no seu $2n$ e outros gêneros não apresentam isso, mencionando que não existe uma tendência geral para aumento ou diminuição do número diplóide em mamíferos. Como mostrado nos artigos e vimos na Tabela 1, a evolução cariotípica pode estar sendo direcionada por uma força, mas que atua especificamente em linhagens. O teste de modelos de evolução cromossômicas com os cenários simples colocados neste trabalho, são então difíceis de serem testado por ausência de tamanho amostral suficiente nas linhagens.

Outra questão que pode influenciar a evolução cariotípica é a ecologia do grupo. Em seu livro, Baker (1970) mostra a tendência de valor do número diploide que os morcegos possuem, com pouca (e em alguns casos nenhuma) variabilidade quando comparado com outros grupos de mamíferos.

CONCLUSÃO

Nossos resultados, utilizando a *supertree* para análise, sugerem a presença de sinal filogenético no número diplóide dos roedores da subfamília Sigmodontinae e a evolução por movimento browniano, análogo ao mecanismo de evolução neutra, ou seja, sem uma força seletiva significativa neste traço deste clado. Porém, quando as análises foram feitas com a árvore datada e sem politomias, apesar de pouco representativa taxonomicamente, sugeriam a ausência de sinal filogenético no valor de K , presença do sinal filogenético com o valor de Λ e um modelo sob força estabilizadora para um $2n=53$. Os resultados provenientes dos dados da *supertree* corroboram com estudos que mostram que não há uma força seletiva

estabilizadora atuando de forma geral do grupo dos roedores, apesar de poder existir uma força atuando de forma específica em alguns grupos mais específicos (Tribo, Gênero).

REFERÊNCIAS

- Aguilera, M., Pérez-Zapata, A., & Martino, A. (1995). Cytogenetics and karyosystematics of *Oryzomys albigularis* (Rodentia, Cricetidae) from Venezuela. *Cytogenetic and Genome Research*, 69(1-2), 44-49.
- Aguilera, M., Pérez-Zapata, A., Martino, A., Barros, M. A., & Patton, Y. J. (1994). Karyosystematics of *Aepeomys* and *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae). *Acta Cientifica Venezolana*, 45, 247-248.
- Agrellos, R., Bonvicino, C. R., Rosa, E. S. T., Marques, A. A., D'Andrea, P. S., & Weksler, M. (2012). The taxonomic status of the Castelo dos Sonhos hantavirus reservoir, *Oligoryzomys utiaritensis* Allen 1916 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Zootaxa*, 3220(1), 1-28.
- Almeida, K. A. D. (2014). Filogenia, filogeografia e avaliação do código de barras de DNA em roedores do gênero *Euryoryzomys* (Sigmodontinae: Oryzomyini) (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- Anderson, S., & Yates, T. L. (2000). A new genus and species of phyllotine rodent from Bolivia. *Journal of Mammalogy*, 81(1), 18-36.
- Andrade, A. F., Bonvicino, C. R., Briani, D. C., & Kasahara, S. (2004). Karyologic diversification and phylogenetic relationships of the genus *Thalpomys* (Rodentia, Sigmodontinae). *Mammal Research*, 2(49), 181-190.
- Andrades-Miranda, J., de Oliveira, L. F., Lima-Rosa, C. A. V., Sana, D. A., Nunes, A. P., & Mattevi, M. S. (2002). Genetic studies in representatives of genus *Rhipidomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from Brazil. *Acta Theriologica*, 47(2), 125-135.

- Andrades-Miranda, J., Nunes, A. P., Oliveira, L. F., & Mattevi, M. S. (1999). The karyotype of the South American rodent *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830). *Cytobios*, 98(389), 137-147.
- Andrades-Miranda, J., Oliveira, L. F., Lima-Rosa, C. A. V., Nunes, A. P., Zanchin, N. I., & Mattevi, M. S. (2001). Chromosome studies of seven species of *Oligoryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Brazil. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 1080-1091.
- Andrades-Miranda, J., Zanchin, N. I. T., Oliveira, L. F. B., Langguth, A. R., & Mattevi, M. S. (2001). Cytogenetic studies in nine taxa of the genus *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from Brazil. *Mammalia*, 65(4), 461-472.
- Aniskin, M. V. (1994). Karyological characterization of mammals from the three region of the Republic of Peru. *Mammals of Peruvian Amazonia*, 33-47.
- Asfora, P. H., Palma, A. R. T., Astúa, D., & Geise, L. (2011). Distribution of *Oecomys catherinae* Thomas, 1909 (Rodentia: Cricetidae) in northeastern Brazil with karyotypical and morphometrical notes. *Biota Neotropica*, 11(2), 415-424.
- Baker, R. J. (1970). Karyotypic trends in bats. *Biology of bats*, 1, 65-96.
- Baker, R. J., Koop, B. F., & Haiduk, M. W. (1983). Resolving systematic relationships with Gbands: a study of five genera of South American cricetine rodents. *Systematic Biology*, 32(4), 403-416.
- Barros, M. A., Liascovich, R. C., González, L., Lizarralde, M. S., & Reig, O. A. (1990). Banding pattern comparisons between *Akodon iniscatus*, and *Akodon puer* (Rodentia, Cricetidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 55(2), 115-127.
- Barros, M. A., & Reig, O. A. (1979). Doble polimorfismo robertsoniano en *Microxus bogotensis* (Rodentia: Cricetidae) del páramo de Mucubají (Mérida, Venezuela). *Acta Científica Venezolana*, 30, 96.

Barros, M. A., Reig, O. A., & Perez-Zapata, A. (1992). Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Cytogenetic and Genome Research*, 59(1), 34-38.

Barquez, R. M., Williams, D. F., Mares, M. A., & Genoways, H. H. (1980). Karyology and morphometrics of three species of *Akodon* (Mammalia: Muridae) from northwestern Argentina.

Rambaut, A. (2014). FigTree 1.4. 2 software. Institute of Evolutionary Biology, Univ. Edinburgh. Benirschke, K. (Ed.). (1969). *Comparative Mammalian Cytogenetics: An International Conference at Dartmouth Medical School, Hanover, New Hampshire, July 29-August 2, 1968*. Springer.

Bezerra, A. M., Lazar, A., Bonvicino, C. R., & Marinho-Filho, J. (2013). *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida and Bonvicino, 2005 (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in Tocantins and Goiás states, central-northern Brazil. *Check List*, 9(3), 680-683.

Bianchi, N. O., O. A. Reig, O. J. Molina, and F. N. Dulout. 1971. Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). I. A progress report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution* 25:724– 36.

Bininda-Emonds, O. R. (Ed.). (2004). *Phylogenetic supertrees: combining information to reveal the tree of life* (Vol. 4). Springer Science & Business Media.

Blomberg, S. P., & Garland Jr, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899-910.

Blomberg, S. P., Garland Jr, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.

Bonvicino, C. R. (2003). A new species of *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) of the subflavus group from the Cerrado of Central Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68(2), 78-90.

Bonvicino, C. R. (2011). Diversidade cariotípica em roedores Akodontini do Brasil. *Bol Soc Bras Mastozoologia*, 62, 7-11.

Bonvicino, C. R., Casado, F., & Weksler, M. (2014). A new species of *Cerradomys* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from Central Brazil, with remarks on the taxonomy of the genus. *Zoologia (Curitiba)*, 31(6), 525-540.

Bonvicino, C. R., Fernandes, F. A., Viana, M. C., Bernardo, R. T., & D'Andrea, P. S. (2013). *Scapteromys aquaticus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil with comments on karyotype and phylogenetics relationships. *Zoologia (Curitiba)*, 30(2), 242-247.

Bonvicino, C. R., & Gardner, A. L. (2001). A new karyotype in the *Nectomys squamipes* complex (Rodentia, Sigmodontinae). *Revista Nordestina de Biologia*, 15(2), 69-72.

Bonvicino, C. R., Gonçalves, P. R., de Oliveira, J. A., de Oliveira, L. F. B., & Mattevi, M. S. (2008). Divergence in *Zygodontomys* (Rodentia: Sigmodontinae) and distribution of Amazonian savannas. *Journal of Heredity*, 100(3), 322-328.

Bonvicino, C. R., Lemos, B., & Weksler, M. (2005). Small mammals of Chapada dos Veadeiros National Park (Cerrado of Central Brazil): ecologic, karyologic, and taxonomic considerations. *Brazilian Journal of Biology*, 65(3), 395-406.

Bonvicino, C. R., Lindbergh, S. M. E Maroja, L. S. (2002). Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Braz. J. Biol.*, 62(4B): 765-774.

Bonvicino, C. R., Maroja, L. S., De Oliveira, J. A., & Coura, J. R. (2003). Karyology and morphology of *Zygodontomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from the Brazilian Amazon, with a molecular appraisal of phylogenetic relationships of this genus. *Mammalia*, 67(1), 119-132.

BONVICINO, C. R., OLIVEIRA, J. A. D., D'ANDREA, P. S., D'Andrea, P., D'Andrea, P. S., D'ANDREA, P. S., ... & CARVALHO, R. (2001). Rediscovery of the endemic Atlantic forest rodent *Phaenomys ferrugineus* (Rodentia, Sigmodontinae): New data on its morphology and karyology.

- Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A. D., & Gentile, R. (2010). A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from eastern Brazil. *Zootaxa*, 2336(1), 19-35.
- Bonvicino, C. R., & Otazu, I. (1999). The *Wilfredomys pictipes* (Rodentia: Sigmodontinae) karyotype with comments on the karyosystematics of Brazilian Thomasomyini. *Acta Theriologica*, 44, 329-332.
- Bonvicino, C. R., Otazu, I., & Borodin, P. M. (1999). Chromosome variation in *Oryzomys subflavus* species group (Sigmodontinae, Rodentia) and its taxonomic implication. *Cytologia*, 64(3), 327-332.
- Bonvicino, C., Otazu, I., & Weksler, M. (1998). *Oryzomys lamia* Thomas, 1901 (Rodentia, Cricetidae): karyotype, geographic distribution and conservation status. *Mammalia*, 62(2), 253-258.
- Bonvicino, C. R., Penna-Firme, V., & Seunanez, H. N. (1998). The karyotype of *Brucepattersonius griserufescens* Hershkovitz, 1998 (Rodentia, Sigmodontinae) with comments on distribution and taxonomy. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, Jena, 63, 329-335.
- Braggio, E., & Bonvicino, C. R. (2004). Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Journal of mammalogy*, 85(2), 316-320.
- Braun, J. K., Mares, M. A., Coyner, B. S., & Van Den Bussche, R. A. (2010). New species of *Akodon* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 91(2), 387-400.
- Brennand, P. G. G. (2015). The genus *Hylaeamys* (Weksler, Percequillo and Voss, 2006): species definition and phylogeny of the forest clade of Oryzomyini tribe. Tese de Doutorado, Ecologia de Agroecossistemas, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
doi:10.11606/T.91.2015.tde-28102015-161938. Recuperado em 2019-07-16, de www.teses.usp.br
- Brum-Zorrilla, N., De Catalfo, G. H., Degiovanangelo, C., Wainberg, R. L., & De Fronza, T. G. (1990). *Calomys laucha* chromosome (Rodentia, Cricetidae) from Uruguay and Argentina. *Caryologia*, 43(1), 65-77.

Burt, D. W., Bruley, C., Dunn, I. C., Jones, C. T., Ramage, A., Law, A. S., ... & Sazanov, A. (1999).

The dynamics of chromosome evolution in birds and mammals. *Nature*, 402(6760), 411.

Caron, H., van Schaik, B., van der Mee, M., Baas, F., Riggins, G., van Sluis, P., Hermus, M., Asperen, R.V., Boon, K., Voûte, P.A., Kampen, A.V., Versteeg, R., & Heisterkamp, S. (2001).

The human transcriptome map: clustering of highly expressed genes in chromosomal domains.

Science, 291(5507), 1289-1292.

Catzefflis, F., & Tilak, M. K. (2009). Molecular systematics of Neotropical spiny mice (Neacomys: Sigmodontinae, Rodentia) from the Guianan Region. *Mammalia*, 73(3), 239-247.

Ciccioli, M. A. (1991). Classical, C and Cd-banding karyotypes in mitotic and meiotic chromosomes of *Calomys musculus* (Rodentia, Cricetidae). *Caryologia*, 44(2), 177-186.

Coghlan, A., Eichler, E. E., Oliver, S. G., Paterson, A. H., & Stein, L. (2005). Chromosome evolution in eukaryotes: a multi-kingdom perspective. *TRENDS in Genetics*, 21(12), 673-682.

Costa, B. M. A., Geise, L., Pereira, L. G., & Costa, L. P. (2011). Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 945-962.

Coyner, B. S., Braun, J. K., Mares, M. A., & Van Den Bussche, R. A. (2013). Taxonomic validity of species groups in the genus *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *Zoologica Scripta*, 42(4), 335-350.

Cremer, T., & Cremer, C. (2001). Chromosome territories, nuclear architecture and gene regulation in mammalian cells. *Nature reviews genetics*, 2(4), 292.

D'Elia, G., Luna, L., & Patterson, B. D. (2006). On the Sigmodontinae radiation (Rodentia, Cricetidae): An appraisal of the phylogenetic position of *Rhagomys*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 38(2), 558.

- de Andrade Costa, B. M., Geise, L., Pereira, L. G., & Costa, L. P. (2011). Phylogeography of *Rhipidomys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) and description of two new species from southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 945-962.
- Di-Nizo, C. B., Neves, C. L., Vilela, J. F., & Silva, M. J. D. J. (2014). New karyological data and cytotaxonomic considerations on small mammals from Santa Virgínia (Parque Estadual da Serra do Mar, Atlantic Forest, Brazil). *Comparative cytogenetics*, 8(1), 11.
- Diniz Filho, J. A. F. (2000). Métodos filogenéticos comparativos. *Holos*.
- Diniz Filho, J. A. F., & Vieira, C. M. (1998). Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. *Rev. Brasil. Biol.*, 58(4): 649-657.
- Dyzenchauz, F., Massarini, A.I. (1999). First cytogenetic analysis of the genus *Bibimys* (Cricetidae, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64(1):59-62.
- Espinosa, M. B., & Reig, O. A. (1991). Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 56, 306-317.
- Feijoo, M., D'Elía, G., Pardiñas, U. F., & Lessa, E. P. (2010). Systematics of the southern Patagonian-Fuegian endemic *Abrothrix lanosus* (Rodentia: Sigmodontinae): phylogenetic position, karyotypic and morphological data. *Mammalian Biology*, 75(2), 122-137.
- Felsenstein, J. **NEWICK TREE FORMAT**. Disponível em:
<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/newicktree.html>>. Acesso em 16.out. 2019.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Ferguson-Smith, M. A., & Trifonov, V. (2007). Mammalian karyotype evolution. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 950.
- Fonseca, G. A. B., G. Herrmann, And Y. L. R. Leite. (1999). Macrogeography of Brazilian mammals. In J. F. Eisenberg and K. H. Redford (Eds.). *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics*, vol. 3, pp. 549-563. University of Chicago Press, Chicago, Illinois

Ford, C. E., & Hamerton, J. L. (1956). A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain technology*, 31(6), 247-251.

Freitas, T. R. O. D. (1997). Chromosome polymorphism in *Ctenomys minutus* (Rodentia Octodontidae). *Brazilian Journal of Genetics*, 20.

Freitas, T. R. O. D. (2007). *Ctenomys lami*: The highest chromosome variability in *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) due to a centric fusion/fission and pericentric inversion system. *Acta Theriologica* 52 (2): 171–180.

Freitas, T. R., Mattevi, M. S., & Oliveira, L. F. (1983). G-and C-banded karyotype of *Reithrodon auritus* from Brazil. *Journal of Mammalogy*, 318-321.

Freitas, T. R. O., Mattevi, M. S., & Oliveira, L. F. B. (1984). Unusual C-band patterns in three karyotypically rearranged forms of *Scapteromys* (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Cytogenetic and Genome Research*, 38(1), 39-44.

Gallardo, M. H., & Patterson, B. D. (1985). Chromosomal differences between two nominal subspecies of *Oryzomys longicaudatus* Bennett. *Mammalian Chromosomes Newsletter*, 25, 49-53.

Gardner, A. L. 1971. Karyotypes of two rodents from Perú, with a description of the highest diploid number recorded for a mammal. *Experientia* 26:1088– 89.

GARDNER, A. L., & PATTON, J. L. (1976). Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetidae) with comments on chromosomal evolution in the neotropical cricetidae complex. *OCCASIONAL PAPERS*, 15(49).

Geise, L., Paresque, R., Sebastião, H., Shirai, L. T., Astúa, D., & Marroig, G. (2010). Non-volant mammals, Parque Nacional do Catimbau, Vale do Catimbau, Buíque, state of Pernambuco, Brazil, with karyologic data. *Check list*, 6(1), 180-186.

Gilbert, N., Gilchrist, S., & Bickmore, W. A. (2005). Chromatin organization in the mammalian nucleus. *International review of cytology*, 242, 283-336.

- Gómez-Laverde, M., Bueno, M. L., & López-Arévalo, H. (1999). Descripción cariológica y morfológica de *Nectomys magdalenae* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 631-640.
- Gómez-Laverde, M., Montenegro-Díaz, O., López-Arévalo, H., Cadena, A., & Bueno, M. L. (1997). Karyology, morphology, and ecology of *Thomasomys laniger* and *T. niveipes* (Rodentia) in Colombia. *Journal of Mammalogy*, 78(4), 1282-1289.
- Gonçalves, P. R., Almeida, F. C., & Bonvicino, C. R. (2005). A new species of *Wiedomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Brazilian Cerrad. *Mammalian Biology*, 70(1), 46-60.
- Gonçalves, P. R., Myers, Philip, Vilela, J. F., & de Oliveira, J. A. (2007). Systematics of species of the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern Brazil and implications for the biogeography of the campos de altitude.
- Gonçalves, P. R., Oliveira, J. A., Corrêa, M. O., & Pesséa, L. M. (2005). Morphological and Cytogenetic Analyses of *Bibimys labiosus*. *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography*, 133, 175.
- González, E. M., A. Langguth, and L. F. de Oliveira. (1998). A new species of *Akodon* from Uruguay and southern Brazil (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 12:1–6.
- González-Iltig, R. E., Rivera, P. C., Levis, S. C., Calderón, G. E., & Gardenal, C. N. (2014). The molecular phylogenetics of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia: Cricetidae) clarifies rodent host–hantavirus associations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171(2), 457-474.
- Graphodatsky, A., Ferguson-Smith, M. A., & Stanyon, R. (2012). A short introduction to cytogenetic studies in mammals with reference to the present volume. *Cytogenetic and genome research*, 137(2-4), 83-96.
- Hackathon R, B Bolker, M Butler, P Cowan, D de Vienne, D Eddelbuettel. (2013). phylobase: Base package for phylogenetic structures and comparative data.
<https://cran.rproject.org/web/packages/phylobase/> .

Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, etc (Vol. 2).

Hafner, J. C., & Hafner, M. S. (1983). Evolutionary relationships of heteromyid rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 3-29.

Hamerton, J. L., Canning, N., Ray, M., & Smith, S. (1975). A cytogenetic survey of 14,069 newborn infants: I. Incidence of chromosome abnormalities. *Clinical genetics*, 8(4), 223-243.

Hanson, J. D., D'Elía, G., Ayers, S. B., Cox, S. B., Burneo, S. F., & Lee, T. E. (2015). A new species of fish-eating rat, genus *Neusticomys* (Sigmodontinae), from Ecuador. *Zoological Studies*, 54(1), 49.

Hass, I., Müller, S., Artoni, R. F., & Sbalqueiro, I. J. (2011). Comparative chromosome maps of neotropical rodents *Necomys lasiurus* and *Thaptomys nigrita* (Cricetidae) established by ZOO-FISH. *Cytogenetic and genome research*, 135(1), 42-50.

Haynie, M. L., Brant, J. G., McAliley, L. R., Carrera, J. P., Revelez, M. A., Parish, D. A., ... & Phillips, C. J. (2006). Investigations in a natural corridor between two national parks in central Ecuador: results from the Sowell Expedition, 2001. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 263, 1-16.

Herskovitz, P. (1987). First South American record of Coues' marsh rice rat, *Oryzomys couesi*. *Journal of mammalogy*, 68(1), 152-154.

Holmquist, G. P., & Dancis, B. (1979). Telomere replication, kinetochore organizers, and satellite DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(9), 4566-4570.

Jimenez, C. F., Pacheco, V., & Vivas, D. (2013). An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. *Zootaxa*, 3669(3), 223-242.

Jüdes, U. (1981). G-and C-band karyotypes of the harvest mouse, *Micromys minutus*.

Genetica, 54(3), 237-239.

Kajon, A. E., Scaglia, O. A., Horgan, C., Velazquez, C., Merani, M. S., & Reig, O. A. (1984). Tres nuevos cariotipos de la tribu Akodontini (Rodentia, Cricetidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 48, 461-469.

Kannan, T. P., & Zilfalil, B. A. (2009). Cytogenetics: past, present and future. *The Malaysian journal of medical sciences: MJMS*, 16(2), 4.

Kato, H., Sagai, T., & Yosida, T. H. (1972). Stable telocentric chromosomes produced by centric fission in Chinese hamster cells in vitro. *Chromosoma*, 40(2), 183-192.

Keck F, Rimet F, Bouchez A, e Franc A. (2016). phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2774-2780.
doi:10.1002/ece3.2051.

Kiblisky, P. (1969). The chromosomes of two species of the genus *Oryzomys* (rodentiacricetidae). *Experientia*, 25(12), 1338-1339.

King, A. A., & Butler, M. A. (2009). ouch: Ornstein-Uhlenbeck models for phylogenetic comparative hypotheses (R package). See <http://ouch.r-forge.r-project.org>.

Labaroni, C. A., Malleret, M. M., Novillo, A., Ojeda, A., Rodriguez, D., Cuello, P., ... & Lanzone, C. (2014). Karyotypic variation in the Andean rodent *Phyllotis xanthopygus* (Waterhouse, 1837)(Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Comparative cytogenetics*, 8(4), 369.

Lanzone, C., Cardozo, D., Sánchez, D. M., Marti, D. A., & Ojeda, R. A. (2016). Chromosomal variability and evolution in the tribe Phyllotini (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mammal research*, 61(4), 373-382.

Lanzone, C., Ojeda, A. A., Ojeda, R. A., Albanese, S., Rodríguez, D., & Dacar, M. A. (2011). Integrated analyses of chromosome, molecular and morphological variability in the Andean mice *Eligmodontia puerulus* and *E. moreni* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76(5), 555-562.

- Lanzone, C., Ojeda, R. A., Albanese, S., Rodríguez, D., & Dacar, M. (2005). Karyotypic characterization and new geographical record of *Salinomys delicatus* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología neotropical*, 12(2), 257-260.
- Lanzone, C., Suárez, S., Natalia, S., Rodriguez, M. D., Ojeda, A. A., Albanese, M. S., & Ojeda, R. A. (2014). Chromosomal variability and morphological notes in *Graomys griseoflavus* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae), from Catamarca and Mendoza provinces, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 21(1), 47-59.
- Leite, Y. L., Kok, P. J., & Weksler, M. (2015). Evolutionary affinities of the 'Lost World' mouse suggest a late Pliocene connection between the Guiana and Brazilian shields. *Journal of Biogeography*, 42(4), 706-715.
- Liascovich, R. C., Bárquez, R. M., & Reig, O. A. (1989). A karyological and morphological reassessment of *Akodon (Abrothrix) illuteus* Thomas. *Journal of Mammalogy*, 70(2), 386-391.
- Lima, J. F.S., Bonvicino, C. R., & Kasahara, S. (2003). A new karyotype of *Oligoryzomys* (Sigmodontinae, Rodentia) from central Brazil. *Hereditas*, 139(1), 1-6.
- Lizarralde, M., Escobar, J., Alvarez, S., & Deferrari, G. (1994). Un nuevo registro de *Euneomys* en Tierra del Fuego. X Reunión de SAREM.
- Lopes, C. M., Ximenes, S. S. F., Gava, A., & De Freitas, T. R. O. (2013). The role of chromosomal rearrangements and geographical barriers in the divergence of lineages in a South American subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae: *Ctenomys minutus*). *Heredity*, 111(4), 293.
- Machado, L. F., Leite, Y. L., Christoff, A. U., & Giugliano, L. G. (2014). Phylogeny and biogeography of tetralophodont rodents of the tribe Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta*, 43(2), 119-130.
- Machado, L. F., Passaia, M. H., Rodrigues, F. P., Peters, F. B., Sponchiado, J., Valiati, V. H., & Christoff, A. U. (2015). Molecular phylogenetic position of endangered *Wilfredomys* within Sigmodontinae (Cricetidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences and comments on Wiedomyini. *Zootaxa*, 3986(4), 421-434.

- Maestri, R., Monteiro, L. R., Fornel, R., Upham, N. S., Patterson, B. D., & de Freitas, T. R. O. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive?. *Evolution*, 71(3), 610-632.
- Maia, V. (1990). Karyotype of *Oryzomys capito oniscus* (Rodentia), from northeastern Brazil. *Rev. bras. genét.*, 13(2), 377-82.
- Maia, V., & Hulak, A. (1981). Robertsonian polymorphism in chromosomes of *Oryzomys subflavus* (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenetic and Genome Research*, 31(2), 33-39.
- Malygin, V. M., Aniskin, V. M., Isaev, S. I., & Milishnikov, A. N. (1994). *Amphinectomys savamis* Malygin gen. et sp. n., a new genus and a new species of water rat (Cricetidae, Rodentia) from Peruvian Amazonia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 73, 195-208.
- Mares, M. A., Braun, J. K. (2000). Three new species of *Brucepattersonius* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones province, Argentina. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*.
- Mares, M. A., Braun, J. K., Coyner, B. S., & Van Den Bussche, R. A. (2008). Phylogenetic and biogeographic relationships of gerbil mice *Eligmodontia* (Rodentia, Cricetidae) in South America, with a description of a new species. *Zootaxa*, (1753), 1-33.
- Marisol, A. M., Pérez-Zapata, A., Ochoa G, J., & Soriano, P. (2000). Karyology of *Aepeomys* and *Thomasomys* (Rodentia: Muridae) from the Venezuelan Andes. *Journal of Mammalogy*, 81(1), 52-58.
- Martínez, J. J., González-Iltig, R. E., Theiler, G. R., Ojeda, R., Lanzone, C., Ojeda, A., & Gardenal, C. N. (2010). Patterns of speciation in two sibling species of *Graomys* (Rodentia, Cricetidae) based on mtDNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 48(2), 159-166.
- Martinez, P. A., Jacobina, U. P., Fernandes, R. V., Brito, C., Penone, C., Amado, T. F., Fonseca, C. R., & Bidau, C. J. (2017). A comparative study on karyotypic diversification rate in mammals. *Heredity*, 118(4), 366.

Martínez, J. J., Ferro, L. I., Mollerach, M. I., & Barquez, R. M. (2012). The phylogenetic relationships of the Andean swamp rat genus *Neotomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) based on mitochondrial and nuclear markers. *Acta Theriologica*, 57(3), 277-287.

Martínez, J. J., & Gardenal, C. N. (2016). Phylogenetic relationships among species of the Neotropical genus *Graomys* (Rodentia: Cricetidae): contrasting patterns of skull morphometric variation and genetic divergence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(3), 648-667.

Mattevi, M. S., Haag, T., Nunes, A. P., Oliveira, L. F. B. D., Cordeiro, J. L. P., & Andrades-Miranda, J. (2002). Karyotypes of Brazilian representatives of genus *Zygodontomys* (Rodentia, Sigmodontinae). *J Neotrop Mammal*, 9, 33-38.

Mendel, G. (1865). *Experiments in plant-hybridization* (reprinted). *Classic Papers in Genetics*. Prentice-Hall.

Mesquita, H. (2016). *Diversidade cariotípica de roedores da Mata Atlântica brasileira: identificação citogenética de roedores de duas áreas do nordeste brasileiro e lista dos cariótipos de todos roedores do bioma. Monografia para graduação em Ecologia, UFPB.*

Microsoft Corporation. (2015). Visual Studio Code. <https://code.visualstudio.com/Download>.

Miranda, G. B. D. (2007). *Relações filogenéticas entre as espécies de roedores sul-americanos da tribo Oryzomyini analisadas pelos genes citocromo B e IRBP.*

Modi, W. S. (1987). Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia). *Systematic Zoology*, 36(2), 109-136.

Molina-Venegas, R., & Rodríguez, M. Á. (2017). Revisiting phylogenetic signal; strong or negligible impacts of polytomies and branch length information?. *BMC evolutionary biology*, 17(1), 53.

Moreira, J. C., Manduca, E. G., Gonçalves, P. R., Morais Jr, M. D., Pereira, R. F., Lessa, G. I. S. E.

- L. E., & Dergam, J. A. (2009). Small mammals from Serra do Brigadeiro State Park, Minas Gerais, southeastern Brazil: species composition and elevational distribution. *Arquivos do Museu Nacional*, 67(1-2), 103-118.
- Musser, G.M., Carleton, M.D., (2005). Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), third ed. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, pp. 894–1531.
- Musser, G. G., Carleton, M. D., Brothers, E. M., & Gardner, A. L. (1998). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* "capito". *Bulletin of the AMNH*; no. 236.
- Myers, P., & Carleton, M. D. (1981). The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's "rat sixième ou rat à tarse noir" (No. 161). *Museum of Zoology, University of Michigan*.
- Myers, P., & Patton, J. L. (1989). A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae).
- Myers, P., Patton, J. L., & Smith, M. F. (1990). A review of the boliviensis group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia.
- Nachman, M. W. (1992). Geographic patterns of chromosomal variation in South American marsh rats, *Holochilus brasiliensis* and *H. vulpinus*. *Cytogenetic and Genome Research*, 61(1), 10-16.
- Nascimento M., C. (2018). *Evolução cromossômica em roedores da tribo Oryzomyini* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). Tese de Doutorado, Genética, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ochoa, J., Aguilera, M., Pacheco, V., & Soriano, P. J. (2001). A new species of *Aepeomys* Thomas, 1898 (Rodentia: Muridae) from the Andes of Venezuela. *Mammalian Biology*, 66(4), 228-237.

- Ojeda, A. A., D'Elía, G., & Ojeda, R. A. (2005). Taxonomía alfa de *Chelemys* y *Euneomys* (Rodentia, Cricetidae): el número diploide de ejemplares topotípicos de *C. macronyx* y *E. mordax*. *Mastozoología Neotropical*, 12(1), 0.
- Ojeda, A. A., Ríos, C. A., & Gallardo, M. H. (2004). Chromosomal characterization of *Irenomys tarsalis* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología neotropical*, 11(1), 95-98.
- Olds, N., Anderson, S., & Yates, T. L. (1987). Notes on Bolivian mammals. 3, A revised diagnosis of *Andalgalomys* (Rodentia, Muridae) and the description of a new subspecies. *American Museum novitates*; no. 2890.
- Oliveira, J. A., & Bonvicino, C. R. (2002). A new species of sigmodontine rodent from the Atlantic forest of eastern Brazil. *Acta Theriologica*, 47(3), 307-322.
- Ortells, M. O., Reig, O. A., Brum-Zorrilla, N., & Scaglia, O. A. (1988). Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) I. Chromosome multiformity and gonosomal-autosomal translocation in *Reithrodon*. *Genetica*, 77(1), 53-63.
- Ortiz, M. I., Pinna-Senn, E., Rosa, C., & Lisanti, J. A. (2007). Localization of telomeric sequences in the chromosomes of three species of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae). *Cytologia*, 72(2), 165-171.
- Pacheco, V., Córdova, J.H., Veslásquez, M. (2012). Karyotypes of *Akodon orophilus* Osgood 1913 and *Thomasomys* sp. (Rodentia: Sigmodontinae) from Huánuco, Peru. *Rev. peru. biol.* 19(1): 107 – 110.
- Pagel, M. (1997). Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta*, 26(4), 331-348.
- Paradis E e Schliep K. (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R.
- Pardiñas, U. F., D'Elía, G., Cirignoli, S., & Suarez, P. (2005). A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 86(3), 462-474.

- Pardiñas, U. F., D'Elía, G., Lessa, G., Passamani, M., & Teta, P. (2014). Nuevos datos morfológicos y una hipótesis filogenética para *Phaenomys* (Rodentia, Cricetidae). *Mastozoología neotropical*, 21(2), 251-261.
- Pardiñas, U. F., Lessa, G., Teta, P., Salazar-Bravo, J., & Câmara, E. M. (2014). A new genus of sigmodontine rodent from eastern Brazil and the origin of the tribe Phyllotini. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 201-215.
- Paresque, R., Christoff, A. U., & Fagundes, V. (2009). Karyology of the Atlantic forest rodent *Juliomys* (Cricetidae): A new karyotype from southern Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, 32(2), 301-305.
- Paresque R., Hanson J.D. (2015) Genus *Microakodontomys*. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (Eds) *Mammals of South America. Volume 2: Rodents*. University of Chicago Press, 354–355.
- Paresque, R., Silva, M. J. D. J., Yonenaga-Yassuda, Y., & Fagundes, V. (2007). Karyological geographic variation of *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818 (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, 30(1), 43-53.
- Patton, J. L., Pardiñas, U. F., & D'Elía, G. (Eds.). (2015). *Mammals of South America, volume 2: rodents*. University of Chicago Press.
- Patton, J. L., & Sherwood, S. W. (1983). Chromosome evolution and speciation in rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14(1), 139-158.
- Patton, J. L., & Silva, M. N. F. (1995). A review of the spiny mouse genus *Scolomys* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae) with the description of a new species from the. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108(2), 319-337.
- Patton, J. L., Silva, M. N. F., & 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*, 2000(244), 1-307.

- Patton, J. L., & Smith, M. F. (1992). MtDNA phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients. *Evolution*, 46(1), 174-183.
- Pearson, O. P. (1972). New information on ranges and relationships within the rodent genus *Phyllotis* in Peru and Ecuador. *Journal of Mammalogy*, 53(4), 677-686.
- Pearson, O. P. (1984). Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *Journal of Zoology*, 202(2), 225-237.
- Pearson, O. P., & Patton, J. L. (1976). Relationships among South American phyllotine rodents based on chromosome analysis. *Journal of Mammalogy*, 57(2), 339-350.
- Percequillo, A. R., Braga, C. A. D. C., Brandão, M. V., Abreu-Júnior, E. F. D., Gualda-Barros, J., Lessa, G. M., ... & Hingst-Zaher, E. (2017). The genus *Abrawayaomys* Cunha and Cruz, 1979 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): geographic variation and species definition. *Journal of Mammalogy*, 98(2), 438-455.
- Percequillo, A. R., Carmignotto, A. P., Silva, M. J. J. (2005). A New Species of *Neusticomys* (Ichthyomyini, Sigmodontinae) from Central Brazilian Amazonia. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45 (5), 51-60 .
- Percequillo, A. R., Hingst-Zaher, E., & Bonvicino, C. R. (2008). Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates*, (3622), 1-46.
- Pereira, L. G., & Geise, L. (2007). Karyotype composition of some rodents and marsupials from Chapada Diamantina (Bahia, Brasil). *Brazilian Journal of Biology*, 67(3), 509-518.
- Pereira, L. G., Geise, L., Cunha, A. A., & Cerqueira, R. (2008). *Abrawayaomys ruschii* Cunha & Cruz, 1979 (Rodentia, Cricetidae) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 48(5), 33-40.

- Pérez-Zapata, A., Lew, D., Aguilera, M., Reig, O. A. (1992). New data on the systematics and karyology of *Podoxymys roraimae* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57, 216-224.
- Pérez-Zapata, A., Vitullo, A. D., & Reig, O. A. (1987). Karyotypic and sperm distinction of *Calomys hummelincki* from *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae). *Acta Científica Venezolana*, 38(1), 90-93.
- Pessôa, L. M., de Oliveira, J. A., & Lopes, M. O. G. (2004). Karyological and morphometric variation in the genus *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae). *Mammalian Biology*, 69(4), 258-269.
- Quiceno, C. A. (1993). Sistemática y distribución del género *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) en el Valle del Cauca. Biologist Thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Quintela, F. M., Santos, M. B., Christoff, A. U., & Gava, A. (2012). Pequenos mamíferos nãoovadores (Didelphimorphia, Rodentia) em dois fragmentos de mata de restinga de Rio Grande, Planície Costeira do Rio Grande do Sul.
- Quintela, F. M., Bertuol, F., Gonzalez, E. M., Cordeiro-Estrela, P., DE FREITAS, T. R. O., & Goncalves, G. L. (2017). A new species of *Deltamys* Thomas, 1917 (Rodentia: Cricetidae) endemic to the southern Brazilian Araucaria Forest and notes on the expanded phylogeographic scenario of *D. kemp*i. *Zootaxa*, 4294(1), 71-92.
- Qumsiyeh, M. B. (1994). Evolution of number and morphology of mammalian chromosomes. *Journal of Heredity*, 85(6), 455-465.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reig, O. A. (1980). A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology*, 192(2), 257-281.
- Reig, O. A. (1971). The idiogram of the Venezuelan vole mouse, *Akodon urichi venezuelensis* Allen (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenetics*. 1971;10(2):99-114.

Reise, D. E. T. L. E. F., & Gallardo, M. H. (1990). A taxonomic study of the South American genus *Euneomys* (Cricetidae, Rodentia). *Revista Chilena de Historia Natural*, 63(1), 73-82.

Rengifo, E. M., & Pacheco, V. (2018). Phylogenetic position of the Ancash leaf-eared mouse *Phyllotis definitus* Osgood 1915 (Rodentia: Cricetidae). *Mammalia*, 82(2), 153-166.

Rieseberg, L. H., & Livingstone, K. (2003). Chromosomal speciation in primates. *Science*, 300(5617), 267-268.

Rosa, C. C., Flores, T., Pieczarka, J. C., Rossi, R. V., Sampaio, M. I. C., Rissino, J. D., ... & Nagamachi, C. Y. (2012). Genetic and morphological variability in South American rodent *Oecomys* (Sigmodontinae, Rodentia): evidence for a complex of species. *Journal of genetics*, 91(3), 265-277.

Roux, W. (1883). Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren: eine hypothetische Erörterung. Engelmann.

Salazar-Bravo, J., Dragoo, J. W., Bowen, M. D., Peters, C. J., Ksiazek, T. G., & Yates, T. L. (2002).

Natural nidality in Bolivian hemorrhagic fever and the systematics of the reservoir species. *Infection, Genetics and Evolution*, 1(3), 191-199.

Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U. F., & D'elía, G. (2013). A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*, 42(3), 250-261.

Salazar-Bravo, J., & Yates, T. L. (2007). A new species of *Thomasomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from central Bolivia. *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology, Berkeley, 747774.

Parada, A., Pardiñas, U. F., Salazar-Bravo, J., D'Elía, G., & Palma, R. E. (2013). Dating an impressive Neotropical radiation: molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 66(3), 960-968.

- Sbalqueiro, I. J., Mattevi, M. S., & Oliveira, L. F. B. (1984). An X1X1X2X2/X1X2Y mechanism of sex determination in a South American rodent, *Deltamys kempi* (Rodentia, Cricetidae). *Cytogenetic and Genome Research*, 38(1), 50-55.
- Sbalqueiro, I. J., & Nascimento, A. P. (1996). Occurrence of *Akodon cursor* (Rodentia, Cricetidae) with 14, 15 and 16 chromosome cytotypes in the same geographic area in Southern Brazil. *Brazilian Journal of Genetics*, 19(4), 565-569.
- Schmid, M., Fernandez-Badillo, A., Feichtinger, W., Steinlein, C., & Roman, J. I. (1988). On the highest chromosome number in mammals. *Cytogenetic and Genome Research*, 49(4), 305-308.
- Silva, M. J. D. J., Patton, J. L., & Yonenaga-Yassuda, Y. (2006). Phylogenetic relationships and karyotype evolution in the sigmodontine rodent *Akodon* ($2n=10$ and $2n=16$) from Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, 29(3), 469-474.
- Silva, M. J. D. J., & Yonenaga-Yassuda, Y. (1997). New Karyotypes of Two Related Species of *Oligoryzomys* Genus (Cricetidae, Rodentia) Involving Centric Fusion with Loss of NORs and Distribution of Telomeric (TTAGGG)_n Sequences. *Hereditas*, 127(3), 217-229.
- Silva, M. J. J., & Yonenaga-Yassuda, Y. (1999). Autosomal and sex chromosomal polymorphisms with multiple rearrangements and a new karyotype in the genus *Rhipidomys* (Sigmodontinae, Rodentia). *Hereditas*, 131(3), 211-220.
- Slijepcevic, P. (1998). Telomeres and mechanisms of Robertsonian fusion. *Chromosoma*, 107(2), 136-140.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1999). Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of mammalian evolution*, 6(2), 89-128.
- Solari, S., Velazco, P., & Patterson, B. (2012). *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, 419.
- <https://chicago.universitypressscholarship.com/view/10.7208/chicago/9780226649214.001.0001/upso-9780226649191-chapter-8>.

- Spotorno, A. E., Cofre, H., Manriquez, G., Vilina, Y., Marquet, P. A., & Walker, L. I. (1998). A new species of *Loxodontomys*, another phyllotine mammal from the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(3), 359-373.
- Spotorno, A., & Walker, L. (1979). Análisis de similitud cromosómica según patrones de bandas G en cuatro especies chilenas de *Phyllotis* (Rodentia: Cricetidae). *Archivos de Biología y Medicina Experimental*, 12, 83-90.
- Suárez-Villota, E. Y., Carmignotto, A. P., Brandão, M. V., Percequillo, A. R., & Silva, M. J. D. J. (2017). Systematics of the genus *Oecomys* (Sigmodontinae: Oryzomyini): molecular phylogenetic, cytogenetic and morphological approaches reveal cryptic species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184(1), 182-210.
- Suárez-Villota, E. Y., Di-Nizo, C. B., Neves, C. L., & de Jesus Silva, M. J. (2013). First cytogenetic information for *Drymoreomys albimaculatus* (Rodentia, Cricetidae), a recently described genus from Brazilian Atlantic Forest. *ZooKeys*, (303), 65.
- Tavares, W. C., Pessôa, L. M., & Gonçalves, P. R. (2011). New species of *Cerradomys* from coastal sandy plains of southeastern Brazil (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy*, 92(3), 645-658.
- Testoni, A. F., Althoff, S. L., Nascimento, A. P., Steiner-Souza, F., & Sbalqueiro, I. J. (2010). Description of the karyotype of *Rhagomys rufescens* Thomas, 1886 (Rodentia, Sigmodontinae) from Southern Brazil Atlantic forest. *Genetics and molecular biology*, 33(3), 479-485.
- Therman, E. (1980). Numerically Abnormal Chromosome Constitutions in Man. In *Human Chromosomes* (pp. 136-149). Springer, New York, NY.
- Tiranti, S. I. 1988. Análisis de regurgitados de *Tyto alba* de la provincia de La Pampa. *Bol. Cien. Asoc. Protec. Nat.* 11:8– 12.
- Todd, N. B. (1970). Karyotypic fissioning and canid phylogeny. *Journal of theoretical Biology*, 26(3), 445-480.

- Ventura, K., Sato-Kuwabara, Y., Fagundes, V., Geise, L., Leite, Y.L., Costa, L.P., Silva, M.J., Yonenaga-Yassuda, Y., Rodrigues, M.T. (2012). Phylogeographic structure and karyotypic diversity of the Brazilian shrew mouse (*Blarinomys breviceps*, Sigmodontinae) in the Atlantic Forest. *Cytogenet Genome Res.* 2012;138(1):19-30. doi: 10.1159/000341887.
- Ventura, K., Silva, M. J. J., Fagundes, V., Christoff, A. U., & Yonenaga-Yassuda, Y. (2006). Nontelomeric sites as evidence of chromosomal rearrangement and repetitive (TTAGGG) n arrays in heterochromatic and euchromatic regions in four species of *Akodon* (Rodentia, Muridae). *Cytogenetic and Genome Research*, 115(2), 169-175.
- Ventura, K., Silva, M. J. J., Geise, L., Leite, Y. L., Pardiñas, U. F., Yonenaga-Yassuda, Y., & D'elia, G. (2013). The phylogenetic position of the enigmatic Atlantic forest-endemic spiny mouse *Abrawayaomys* (Rodentia: Sigmodontinae). *Zoological Studies*, 52(1), 55.
- Ventura, K., Silva, M. J. D. J., & Yonenaga-Yassuda, Y. (2010). *Thaptomys* Thomas 1915 (Rodentia, Sigmodontinae, Akodontini) with karyotypes $2n=50$, $FN=48$, and $2n=52$, $FN=52$: Two monophyletic lineages recovered by molecular phylogeny. *Genetics and Molecular Biology*, 33(2), 256-261.
- Vidal, O. R., Riva, R., & Baro, N. I. (1976). Los cromosomas del género *Holochilus*. I. Polimorfismo en *H. chacarius* Thomas (1906). *Physis*, 35(90).
- Voss, R. S. (1992). A revision of the South American species of *Sigmodon* (Mammalia, Muridae): with notes on their natural history and biogeography. *American Museum novitates*; no. 3050.
- Waldeyer, W. (1888). Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 32(1), 1.
- Warburton, D., Naylor, A. F., & Warburton, F. E. (1973). Spatial relations of human chromosomes identified by quinacrine fluorescence at metaphase. *Humangenetik*, 18(4), 297-306.
- Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea:

Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 69(8), 1-150.

Weksler, M., & Bonvicino, C. R. (2005). Taxonomy of pigmy rice rats genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of the Brazilian Cerrado, with the description of two new species. *Arquivos do Museu Nacional*, 63(1), 113-130.

Weksler, M., Geise, L., & Cerqueira, R. (1999). A new species of *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from southeast Brazil, with comments on the classification of the *O. capito* species group. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125(4), 445-462.

Williams, D. F., & Mares, M. A. (1978). A new genus and species of phyllotine rodent (Mammalia, Muridae) from Northwestern Argentina. *Carnegie Museum of Natural History*.

Wilson, A. C., Bush, G. L., Case, S. M., & King, M. C. (1975). Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72(12), 5061-5065.

Yonenaga-Yassuda, Y., Maia, V., & L'Abbate, M. (1988). Two tandem fusions and supernumerary chromosomes in *Nectomys squamipes* (Cricetidae, Rodentia). *Caryologia*, 41(1), 25-39.

Yonenaga-Yassuda Y., Prado R.C. And Mello D.A. (1987). -Supernumerary chromosomes in *Holochilus brasiliensis* and comparative cytogenetic analysis with *Nectomys squamipes* (Cricetidae, Rodentia). *Rev. Brasil. Genet.*, 10: 209-220.

Zambelli, A., Dyzenchauz, F., Ramos, A., De Rosa, N., Wainberg, R., & Reig, O. A. (1992). Cytogenetics and karyosystematics of phyllotine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). III: New data on the distribution and variability of karyomorphs of the genus *Eligmodontia*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 57(3), 155-162.

Zanchin, N. I., Langguth, A., & Mattevi, M. S. (1992). Karyotypes of Brazilian species of *Rhipidomys* (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 73(1), 120-122.

Zanchin, N. I., Sbalqueiro, I. J., Langguth, A., Bossle, R. C., Castro, C., Oliveira, L. F., & Mattevi,

M. S. (1992). Karyotype and species diversity of the genus *Delomys* (Rodentia, Cricetidae) in Brazil. *Acta Theriologica*, 37(1-2), 163-169.