

CAMILLA BRUNO DI-NIZO

**CITOTAXONOMIA E EVOLUÇÃO CROMOSSÔMICA EM
OLIGORYZOMYS (RODENTIA, SIGMODONTINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação Interunidades em Biotecnologia USP/Instituto Butantan/IPT, para obtenção do Título de Mestre em Biotecnologia.

Área de concentração: Biotecnologia

Orientadora: Dra. Maria José de Jesus Silva

Versão original

São Paulo
2013

RESUMO

DI-NIZO, C. B. **Citotaxonomia e evolução cromossômica em *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae)**. 2013. 163 f. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) - Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

Os roedores do gênero *Oligoryzomys* estão distribuídos por toda a região Neotropical. Devido a sua homogeneidade morfológica, há inúmeras controvérsias com relação às entidades taxonômicas do grupo; porém, o cariótipo tem sido uma ferramenta muito valiosa para diagnose das espécies. O objetivo do presente trabalho é caracterizar citogeneticamente as espécies do gênero *Oligoryzomys*, contribuir para a citotaxonomia, e investigar a evolução cromossômica no gênero. A dissertação está estruturada em quatro partes: no Capítulo 1, será apresentada a revisão bibliográfica sobre a temática do trabalho e o Capítulo 2 tratará de toda a metodologia empregada para o desenvolvimento do mesmo. Os resultados serão apresentados nos Capítulos 3 e 4. O Capítulo 3 abordará os resultados obtidos empregando as técnicas de citogenética clássica, a partir das quais foram analisados 117 exemplares pertencentes às espécies: *O. flavescens* ($2n=64-66$, $NF=66$), *O. fornesi* ($2n=62$, $NF=64$), *O. microtis* ($2n=64$, $NF=64$), *O. moojeni* ($2n=70$, $NF=72$), *O. nigripes* ($2n=62$, $NF=78-82$), *O. stramineus* ($2n=52$, $NF=68$) e *Oligoryzomys* sp. A ($2n=70$, $NF=72$). As seis primeiras possuem cariótipos espécie-específicos e, dessa forma, reiteramos a importância da informação citogenética para a citotaxonomia do grupo. No Capítulo 4, serão mostrados os dados de pintura cromossômica realizados em cinco espécies de *Oligoryzomys* a partir de sondas cromossômicas de *O. moojeni*, uma das espécies com maior número diplóide do gênero. A pintura cromossômica comparativa (Zoo-FISH) revelou hibridação em 29 segmentos autossômicos em *O. fornesi*; 30 em *O. microtis*; 31 em *O. nigripes*; e 32 em *O. rupestris* e *Oligoryzomys* sp. 2. Os resultados mostraram uma extensa reorganização genômica na evolução cromossômica do gênero, decorrente de fissões, fusões em tandem, rearranjos Robertsonianos e perda/inativação, ganho/ativação ou reposicionamento de centrômero.

Palavras-chave: *Oligoryzomys*. Citotaxonomia. Evolução cromossômica. Pintura Cromossômica.

ABSTRACT

DI-NIZO, C. B. **Citotaxonomy and chromosome evolution in *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae)**. 2013. 163 p. Masters thesis (Biotechnology) - Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

Pygmy rice rats of the genus *Oligoryzomys* are widespread in the Neotropical region. Taxonomy controversies are common in the genus due to its morphological homogeneity. Therefore, cytogenetic has been a useful tool to diagnose species. The aim of this work is to characterize cytogenetically the species of the genus *Oligoryzomys*, contributing to citotaxonomy, and to investigate the chromosomal evolution of the genus. This Master thesis consists in four chapters: in Chapter 1, a brief introduction of the subject is presented and Chapter 2 has the methodology used throughout this work. The results obtained are presented separately in Chapters 3 and 4. In Chapter 3, we show the results of classical cytogenetics techniques. A total of 117 individuals were cytogenetically analysed, and they belong to the following species: *O. flavescens* (2n=64-66, FN=66), *O. fornesi* (2n=62, FN=64), *O. microtis* (2n=64, FN=64), *O. moojeni* (2n=70, FN=72), *O. nigripes* (2n=62, FN=78-82), *O. stramineus* (2n=52, FN=68), and *Oligoryzomys* sp. A (2n=70, FN=72). The first six species possess species-specific karyotypes, and therefore we emphasize the importance of cytogenetic studies for citotaxonomy. Finally, in Chapter 4 we report the results obtained by chromosome painting in five *Oligoryzomys* species, with whole chromosomes probes of *O. moojeni*. Comparative chromosome painting (Zoo-FISH) hybridized to 29 segments on metaphases of *O. fornesi*, 30 on *O. microtis*, 31 on *O. nigripes*, and 32 on *O. rupestris* and *Oligoryzomys* sp. 2. The results showed an extensive genomic reshuffling, due to fissions, tandem and Robertsonian fusions, loss/inactivation, gain/activation or repositioning of centromeres.

Keywords: *Oligoryzomys*. Citotaxonomy. Chromosome evolution. Chromosome Painting.

**CAPÍTULO 1 -
INTRODUÇÃO GERAL**

1.1 Os roedores Neotropicais

A ordem Rodentia é a mais abundante e diversificada entre os mamíferos, representando cerca de 42% das espécies viventes, e estima-se que aproximadamente 2277 espécies façam parte deste grupo (MUSSER; CARLETON, 2005). Seus representantes estão amplamente distribuídos por quase todos os continentes e habitam diferentes tipos de ambientes, tais como: desertos, florestas, montanhas, pântanos, pradarias, savanas e rios e possuem hábitos noturnos ou crepusculares (CARLETON, 1984; NOWAK, 1991).

Em decorrência da grande diversidade alcançada por seus representantes e da distribuição cosmopolita, há muitas divergências entre diferentes autores em relação à taxonomia do grupo, de modo que a classificação dos roedores é incerta tanto em níveis taxonômicos elevados quanto ao nível específico (MUSSER; CARLETON, 2005; WEKSLER, 1996; WOOD, 1958).

A família Cricetidae, uma das 33 famílias da ordem Rodentia, é composta por seis subfamílias, dentre as quais está a subfamília Sigmodontinae, com representantes principalmente distribuídos na região Neotropical (MUSSER; CARLETON, 2005).

Considera-se que os sigmodontíneos sejam altamente diversificados e tiveram uma rápida irradiação pela região Neotropical (STEPPAN; ADKINS; ANDERSON, 2004). Essa subfamília tem sido alvo de estudos tanto com dados morfológicos (HOOPER; MUSSER, 1964; REIG, 1980, 1984; WEKSLER, 1996) quanto com moleculares (D'ELÍA, 2003; D'ELÍA et al., 2006; SMITH; PATTON, 1999; WEKSLER; PERCEQUILLO; VOSS, 2006), mas problemas taxonômicos ainda persistem.

A subfamília Sigmodontinae foi subdividida formalmente em tribos; tanto o número de tribos quanto os seus componentes também variam muito, de acordo com diferentes autores (D'ELÍA et al., 2007; MUSSER; CARLETON, 2005; REIG, 1986; SMITH; PATTON, 1999). A discrepância no número de tribos e gêneros (Tabela 1.1) é decorrente do aumento no número de estudos morfológicos, moleculares e citogenéticos, assim como maiores esforços e ampliação das metodologias de coletas, que levaram à descrição de novas espécies, validação de outras, elevação de subgêneros à categoria de gêneros e esclarecimento de

algumas relações de parentesco (D'ELÍA et al., 2007; MUSSER; CARLETON, 2005; WEKSLER, 2003).

Tabela 1.1 - Classificação tribal dos roedores sigmodontíneos, de acordo com Musser e Carleton (2005) e Reig (1984), com base em caracteres morfológicos, e D'Elía et al. (2007), com base em morfologia e sistemática molecular.

Reig (1984)	Musser e Carleton (2005)	D'Elía et al. (2007)
Akodontini (10)	Akodontini (19)	Abrotrichini (5)
Ichthyomyini (4)	Ichthyomyini (5)	Akodontini (14)
Oryzomyini (13)	Oryzomyini (18)	Ichthyomyini (5)
Phyllotini (14)	Phyllotini (14)	Oryzomyini (26)
Scapteromyini (3)	Reithrodontini (3)	Phyllotini (10)
Sigmodontini (2)	Sigmodontini (1)	Reithrodontini (1)
Wiedomyini (1)	Thomasomyini (4)	Sigmodontini (1)
<i>Incertae sedis</i> (4)	Wiedomyini (1)	Thomasomyini (5)
	<i>Incertae sedis</i> (8)	Wiedomyini (1)
		<i>Incertae sedis</i> (11)

Os números entre parênteses representam o número de gêneros de cada tribo. *Indica a tribo à qual pertence o gênero *Oligoryzomys*, foco deste trabalho.

1.1.1 A tribo *Oryzomyini*

A tribo *Oryzomyini* é a mais diversa da subfamília Sigmodontinae e a ampla diversidade está refletida em variações morfológicas, ecológicas e cromossômicas (GARDNER; PATTON, 1976; SILVA, 1994; WEKSLER; PERCEQUILLO, 2011; WEKSLER; PERCEQUILLO; VOSS, 2006). Além disso, é a tribo que possui o maior número de táxons, contando com aproximadamente 114 espécies (WEKSLER; PERCEQUILLO, 2011).

Há muitas divergências entre os autores em relação aos gêneros e subgêneros da tribo *Oryzomyini*. Na revisão mais recente, Musser e Carleton (2005) agruparam 18 gêneros nessa tribo (Tabela 1.2).

O gênero *Oryzomys*, por exemplo, foi considerado o mais diverso dentre os orizomíneos, e chegou a ser composto por quase metade das espécies de *Oryzomyini* (MUSSER; CARLETON, 1993; REIG, 1984). Os atuais gêneros *Melanomys*, *Microrizomys*, *Nesoryzomys*, *Oecomys* e *Oligoryzomys* já foram considerados subgêneros de *Oryzomys* e posteriormente elevados à categoria de gênero após

análises morfológicas, cromossômicas e moleculares (BONVICINO; MOREIRA, 2001; CARLETON; MUSSER, 1984, 1989; MYERS; LUNDRIGAN; TUCKER, 1995; SMITH; PATTON, 1999). Segundo Musser e Carleton (2005), *Oryzomys* seria um grupo polifilético, composto por 43 espécies reunidas em “grupos”.

Mais recentemente, na tentativa de estabelecer o monofiletismo de *Oryzomys*, Weksler, Percequillo e Voss (2006), com base em estudos morfológicos e moleculares, nomearam 10 novos gêneros, todos anteriormente referidos como *Oryzomys*. Assim, de acordo com essa nova classificação, o gênero *Oryzomys* ficou restrito ao “grupo palustris” e, conseqüentemente, o número de gêneros na tribo subiu para 28 (Tabela 1.2).

Posteriormente, Percequillo, Weksler e Costa (2011) descreveram um novo gênero para Oryzomyini, endêmico da Floresta Atlântica, denominado *Drymoreomys*. Mais recentemente, Pine, Timm e Weksler (2012) elevaram a espécie *Sigmodontomys aphrastus* à categoria de gênero, sendo esse novo gênero denominado *Tanyuromys* e, portanto, Oryzomyini passou a ser composta por 30 gêneros (Tabela 1.2).

Tabela 1.2 - Gêneros atuais que compõem a Tribo Oryzomyini

Autores	Gêneros
Musser e Carleton (2005)	<i>Amphinectomys, Handleyomys, Holochilus, Lundomys, Megalomys, Melanomys, Microakodontomys, Microrizomys, Neacomys, Nectomys, Nesoryzomys, Noronhomys, Oecomys, <u>Oligoryzomys</u>, Oryzomys, Pseudoryzomys, Sigmodontomys e Zygodontomys</i>
Weksler, Percequillo e Voss (2006)	<i>Amphinectomys, Handleyomys, Holochilus, Lundomys, Megalomys, Melanomys, Microrizomys, Neacomys, Nectomys, Nesoryzomys, Noronhomys, Oecomys, <u>Oligoryzomys</u>, Oryzomys, Pseudoryzomys, Sigmodontomys, Zygodontomys, Scolomys, Aegialomys*, Cerradomys*, Eremoryzomys*, Euryoryzomys*, Hylaeamys*, Mindomys*, Nephelomys*, Oreoryzomys*, Sooretamys* e Transandinomys</i>
Percequillo, Weksler e Costa (2011)	Todos os considerados por Weksler, Percequillo e Voss (2006) + <i>Drymoreomys</i>
Pine, Timm e Weksler (2012)	Todos os anteriores + <i>Tanyuromys</i>

O gênero *Oligoryzomys* aparece em destaque (sublinhado) e (*) indica os gêneros nomeados por Weksler, Percequillo e Voss (2006), anteriormente referidos como *Oryzomys*.

1.1.2 O gênero *Oligoryzomys*

Os representantes do gênero *Oligoryzomys* possuem hábitos noturnos, são terrestres e alimentam-se de sementes, insetos e frutas (EMMONS; FEER, 1997). Popularmente, são chamados de “ratos do arroz”, pois podem ser encontrados frequentemente nos arrozais. São morfologicamente semelhantes e trata-se do gênero mais especioso dentro da Tribo Oryzomyini (MUSSER; CARLETON, 2005; WEKSLER; PERCEQUILLO, 2011).

O gênero está amplamente distribuído pela região Neotropical, do México até o extremo sul da Argentina e Chile (MUSSER; CARLETON, 2005). Além disso, ocupa diferentes tipos de habitats, desde as elevadas altitudes dos Andes até as costas Pacífica e Atlântica e todos os tipos de biomas, como Caatinga, Cerrado, Floresta Atlântica, Amazônia, Chaco e Pampas (EMMONS; FEER, 1997). Algumas espécies são, inclusive, endêmicas de certos biomas, enquanto outras possuem distribuições mais abrangentes (BONVICINO; WEKSLER, 1998; PARESQUE, 2010; WEKSLER; BONVICINO, 2005).

O número de espécies do gênero é muito controverso, principalmente pelo fato de seus representantes apresentarem morfologia externa extremamente semelhante.

Musser e Carleton (2005) reconheceram 18 espécies (*O. andinus*, *O. arenalis*, *O. brendae*, *O. chacoensis*, *O. delticola*, *O. destructor*, *O. eliurus*, *O. flavescens*, *O. fornesi*, *O. fulvescens*, *O. griseolus*, *O. longicaudatus*, *O. magellanicus*, *O. microtis*, *O. nigripes*, *O. stramineus*, *O. vegetus* e *O. victus*). Entretanto, esse número está subestimado, pois, nos últimos anos, diversos trabalhos sobre o gênero foram publicados com descrições de espécies novas, cariótipos novos e validações de espécies anteriormente consideradas sinônimas. Além disso, duas espécies reconhecidas por Musser e Carleton (2005) foram sinonimizadas a *O. nigripes*: *O. delticola* e *O. eliurus* (BONVICINO; WEKSLER, 1998; PARESQUE, 2004; WEKSLER; BONVICINO, 2005).

Dessa forma, compilando os dados da literatura, o gênero *Oligoryzomys* é composto atualmente por 22 espécies formalmente descritas (Tabela 1.3); destas, 11 ocorrem no Brasil: *O. chacoensis*, *O. flavescens*, *O. fornesi*, *O. fulvescens*, *O. messorius*, *O. microtis*, *O. moojeni*, *O. nigripes*, *O. rupestris*, *O. stramineus* e *O. utiaritensis* (AGRELLOS et al., 2012; ANDRADES-MIRANDA et

al., 2001; MIRANDA et al., 2008; MUSSER; CARLETON, 2005; PARESQUE, 2004, 2010; PARESQUE et al., 2007; SILVA; YONENAGA-YASSUDA, 1997; WEKSLER; BONVICINO, 2005).

Tabela 1.3 - Compilação dos dados cariotípicos de *Oligoryzomys*: espécie, número diplóide (2n) e número fundamental (NF), sinônimas, localidade e referências.

(continua)

Espécie	2n	NF	Referido como	Localidade	Referência
<i>O. andinus</i>	60	70		Peru e Bolívia	1
<i>O. arenalis</i>	-	-		Costas áridas e semiáridas do Peru	2
<i>O. brendae</i>	-	-		Noroeste Argentina	2
<i>O. chacoensis</i>	58	74		Mato Grosso e Mato Grosso do Sul - Brasil (Cerrado e Chaco), Paraguai	3, 4
<i>O. costaricensis</i>	54	68	<i>O. fulvescens</i>	Costa Rica	1
<i>O. delicatus</i>	62	74, 76	<i>O. longicaudatus</i> (var. 3)	Venezuela	1
<i>O. destructor</i>	60	76	<i>O. longicaudatus</i> (var. 4)	Colômbia, Equador, Peru, Bolívia (Andes)	1
<i>O. flavescens</i>	64-68	66-72		Sul da Bahia ao Rio Grande do Sul - Brasil (Pampas, Mata Atlântica, Cerrado), Argentina, Bolívia, Uruguai	5, 6, 7
<i>O. fornesi</i>	62	64-66	<i>O. eliurus</i>	Bahia, Goiás, Minas Gerais, Pernambuco, Paraíba - Brasil (Cerrado e Caatinga), Paraguai	7, 8
<i>O. fulvescens</i>	60	72, 74		Região norte do Brasil, Guianas, Equador	9, 10
<i>O. griseolus</i>	-	-		Venezuela e Colômbia	2
<i>O. longicaudatus</i>	56	66		Chile e Argentina	11
<i>O. magellanicus</i>	54	66		Sul da Patagônia, incluindo Tierra del fuego	11
<i>O. messorius</i>	56	58	<i>O. fulvescens</i>	Roraima (Amazônia)	7
<i>O. microtis</i>	64	64, 66	<i>O. longicaudatus</i> (var. 2)	Brasil e Peru (Amazônia)	1, 12, 13, *
<i>O. moojeni</i>	70	72, 74, 76	<i>Oligoryzomys</i> sp.	Goiás, Minas Gerais, Tocantins - Brasil (endêmica do Cerrado)	7, 14, 15, *
<i>O. nigripes</i>	61, 62	78-82	<i>O. delticola</i> , <i>O. eliurus</i>	Pernambuco ao Rio Grande do Sul, estendendo-se a Minas Gerais - Brasil (Mata Atlântica, Cerrado)	16, 17
<i>O. rupestris</i>	46	52	<i>Oligoryzomys</i> sp. 1	Endêmico em campo rupestre (Cerrado)	15, 18

Tabela 1.3 - Compilação dos dados cariotípicos de *Oligoryzomys*: espécie, número diplóide (2n) e número fundamental (NF), sinonímias, localidade e referências.

(conclusão)

Espécie	2n	NF	Referido como	Localidade	Referência
<i>O. stramineus</i>	52	68-70		Goiás, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Ceará - Brasil (Cerrado e Caatinga)	4, 8, 19
<i>O. utiaritensis</i>	72	76	<i>O. nigripes</i>	Mato Grosso e Pará - Brasil (transição Cerrado-Amazônia)	20
<i>O. vegetus</i>	54	68		Panamá	2
<i>O. victus</i>	-	-		São Vicente - Antilhas (Localidade tipo)	2
<i>Oligoryzomys</i> sp. 2	44,45	52,53	<i>Oligoryzomys</i> sp. 2	Serra do Cipó, Minas Gerais - Brasil (Localidade tipo)	18
<i>Oligoryzomys</i> sp. A	70	72		Apiacás, Mato Grosso - Brasil (Amazônia)	*
<i>Oligoryzomys</i> sp. B	66	74	<i>O. microtis</i>	Amapá - Brasil (Amazônia)	7

*Presente trabalho; 1. Gardner e Patton (1976); 2. Musser e Carleton (2005); 3. Myers e Carleton (1981); 4. Bonvicino e Geise (2006); 5. Espinosa e Reig (1991); 6. Sbalqueiro et al. (1991); 7. Andrades-Miranda et al. (2001); 8. Bonvicino e Weksler (1998); 9. Haiduk, Bickham e Schmidly (1979); 10. Paresque (2004); 11. Gallardo e Patterson (1985); 12. Aniskin e Volobouev (1999); 13. Patton, Da Silva e Malcolm (2000); 14. Lima, Bonvicino e Kasahara (2003); 15. Weksler e Bonvicino (2005); 16. Almeida e Yonenaga-Yassuda (1991); 17. Paresque et al. (2007); 18. Silva e Yonenaga-Yassuda (1997); 19. Fernandes, D'Andrea e Bonvicino (2012); 20. Agrellos et al. (2012).

No Brasil, as espécies estão distribuídas da seguinte forma: *O. chacoensis* no noroeste do estado de Mato Grosso do Sul e sudoeste de Mato Grosso; *O. flavescens*, do sul da Bahia ao Rio Grande do Sul; *O. fornesi*, norte de Minas Gerais, Goiás, Bahia, oeste de Pernambuco e Distrito Federal; *O. fulvescens*, norte do Pará e Amapá, Roraima e nordeste do Amazonas; *O. messorius*, Roraima; *O. microtis* distribuiu-se nos estados do Acre, Rondônia, sul do Pará e do Amazonas e norte de Mato Grosso; *O. moojeni*, sul do Tocantins, norte de Goiás e noroeste de Minas Gerais; *O. nigripes* ocorre do estado de Pernambuco ao norte do Rio Grande do Sul, em Minas Gerais e no Distrito Federal; *O. rupestris* encontrado em altitudes elevadas nos estados da Bahia e Goiás; *O. stramineus*, norte de Minas Gerais, nordeste de Goiás, sudeste do Piauí, Ceará, Pernambuco e Paraíba; e *O. utiaritensis* ocorre em Mato Grosso e no Pará (AGRELLOS et al., 2012; BONVICINO; OLIVEIRA; D'ANDREA, 2008; FERNANDES; D'ANDREA; BONVICINO, 2012; MUSSER; CARLETON, 2005; SILVA; YONENAGA-YASSUDA, 1997).

Com relação ao *status* de conservação de *Oligoryzomys*, segundo a IUCN (2012), *O. victus* é considerada extinta e as espécies *O. brendae*, *O. moojeni* e *O. rupestris* são deficientes em dados.

Nos últimos anos, estudos multidisciplinares envolvendo ecologia, morfologia, citogenética e filogenia molecular aumentaram consideravelmente, de modo que novas informações vêm sendo adicionadas para o gênero. Ainda assim, o número de espécies válidas, suas relações e seus limites de distribuição continuam pouco claros.

1.1.2.1 Estudos de filogenia molecular em *Oligoryzomys*

Durante muito tempo, *Oligoryzomys* foi considerado subgênero do antigo gênero *Oryzomys*. Carleton e Musser (1989) propuseram que *Oligoryzomys* fosse elevado à categoria de gênero pleno, de acordo com características morfológicas específicas que esse grupo compartilha.

Após o trabalho de Myers, Lundrigan e Tucker (1995), *Oligoryzomys* foi efetivamente considerado gênero pleno, devido ao monofiletismo

observado a partir da reconstrução filogenética obtida empregando sequências gênicas aliadas a estudos morfológicos.

A partir dos anos 2000, surgiram outros trabalhos abordando a filogenia do grupo, com dados morfológicos, alozimas e marcadores moleculares (AGRELLOS et al., 2012; GONZALEZ-ITTIG et al., 2010; MIRANDA et al., 2008; PALMA et al., 2010; PERINI et al., 2004; WEKSLER; PERCEQUILLO; VOSS, 2006). Em todos esses trabalhos, o monofiletismo do grupo foi recuperado; no entanto, as relações de parentesco entre as espécies permanecem controversas. Ainda assim, algumas congruências filogenéticas foram encontradas por mais de um autor em diferentes análises. Agrellos et al. (2012), Gonzalez-Ittig et al. (2010), Miranda et al. (2008) e Palma et al. (2010), por exemplo, recuperaram *O. microtis* como grupo irmão das demais espécies do gênero. Além disso, *O. nigripes* foi recuperado como grupo irmão de *O. stramineus* (AGRELLOS et al., 2012; GONZALEZ-ITTIG et al., 2010; MIRANDA et al., 2008).

Gonzalez-Ittig et al. (2010) e Paresque (2010) propuseram que *O. flavescens* deve ser um complexo de espécies, pois os exemplares do Brasil e da Argentina não agrupam com os *O. flavescens* da Bolívia.

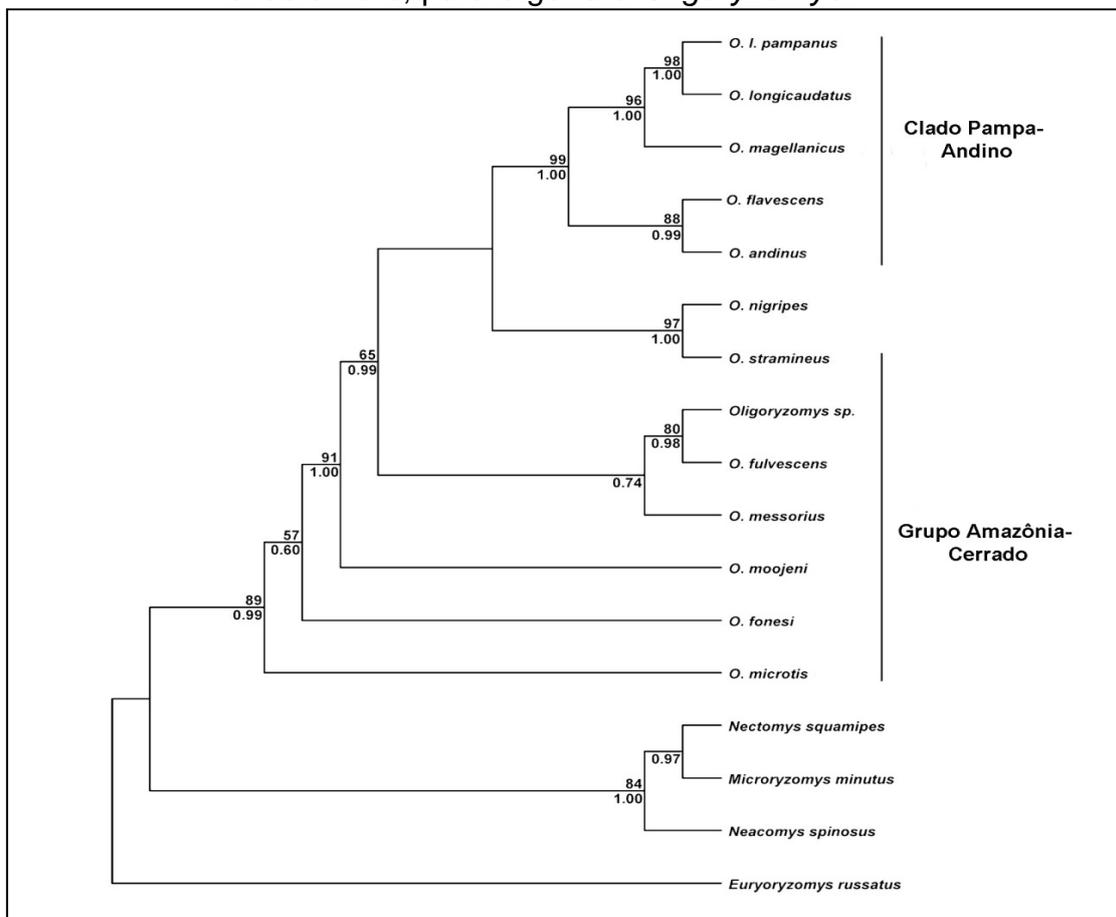
Miranda et al. (2008), a partir de análises baseadas em sequências do gene citocromo-*b*, obtiveram as relações filogenéticas de *Oligoryzomys* arranjadas em um padrão de ocupação da América do Sul, de acordo com um gradiente norte-sul (Figura 1.1). Nesta análise, *O. microtis*, de origem amazônica, foi recuperada como irmã das demais espécies. Embora os autores ressaltem a formação de dois grupos, “Pampa-Andino” e “Amazônia-Cerrado”, este último não pode ser considerado monofilético, pois as espécies da Amazônia e Cerrado não formam um clado. Apenas as espécies que ocorrem nos Pampas e nos Andes compõem o clado mais derivado na análise, que justificaria a ocupação em direção ao sul da América do Sul.

Mais recentemente, Agrellos et al. (2012) apresentaram uma filogenia molecular para o gênero, na qual um maior número de táxons foi utilizado e sete novas espécies foram incluídas na amostra, tornando a informação mais robusta e abrangente, quando comparada ao trabalho de Miranda et

al. (2008). *O. microtis* também foi recuperada como irmã das demais espécies e as relações entre o clado “Pampa-Andino” foram igualmente recuperadas. Entretanto, este clado não foi recuperado como o mais derivado da filogenia, uma vez que a inclusão de novos dados modificou consideravelmente as relações entre as demais espécies. Assim, não foi observado um padrão entre os clados e os biomas que as espécies ocupam. Neste mesmo trabalho, *O. utiaritensis* foi revalidada e mostrou-se irmã de *O. moojeni* (Figura 1.2).

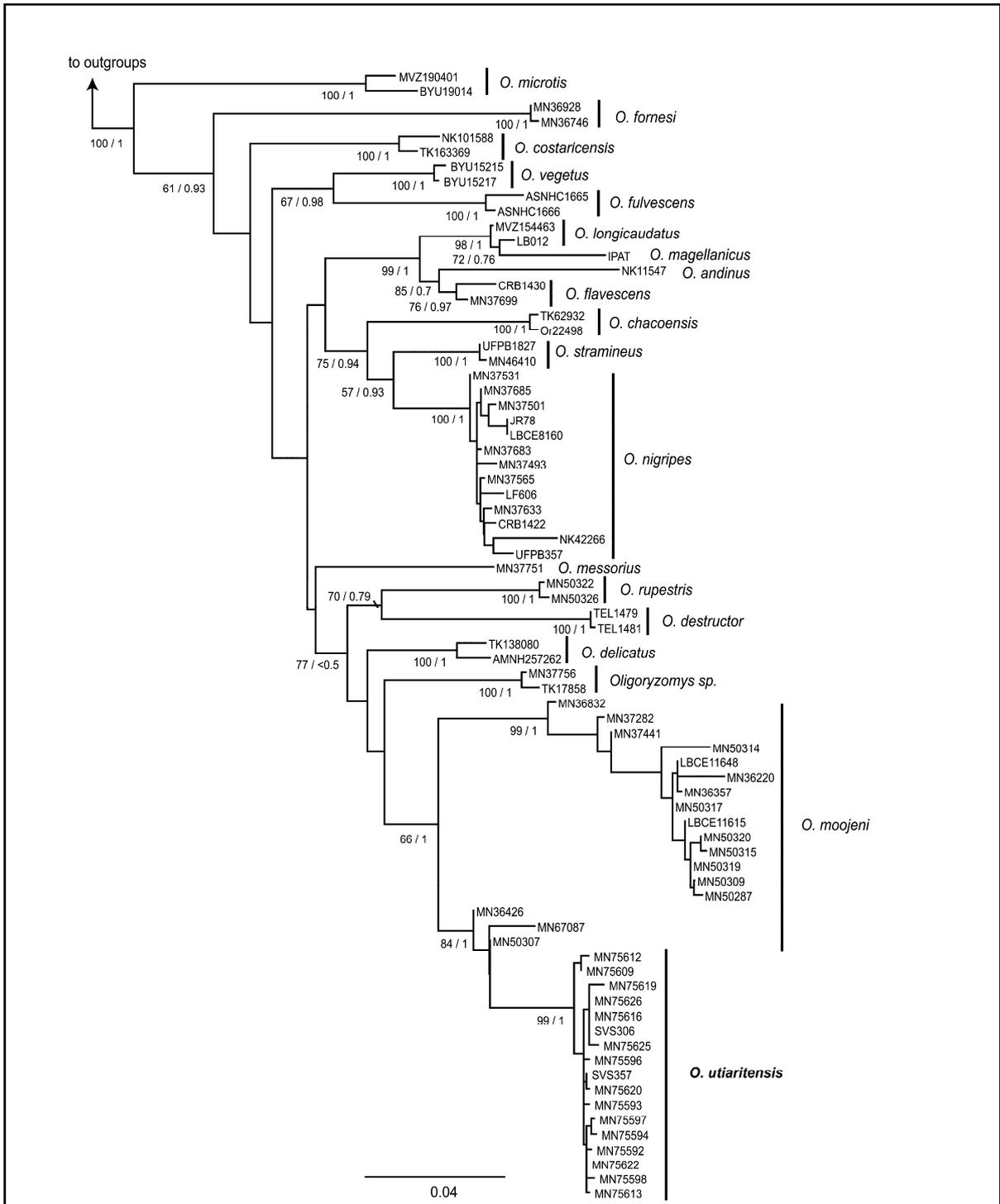
Neste contexto, fica clara a necessidade de desenvolvimento de mais estudos de inferência filogenética envolvendo todas as espécies do gênero e outros marcadores moleculares para a melhor compreensão das relações filogenéticas do grupo.

Figura 1.1 - Filogenia molecular, baseada em sequências do gene citocromo-*b*, para o gênero *Oligoryzomys*.



Fonte: Miranda et al. (2008), com modificações.

Figura 1.2 - Filogenia molecular, baseada em sequências do gene citocromo-*b*, para o gênero *Oligoryzomys*.



Fonte: Agrellos et al. (2012), com modificações.

1.1.2.2 Estudos citogenéticos em *Oligoryzomys*

O gênero *Oligoryzomys* apresenta grande variabilidade cariotípica e os números diplóides geralmente são elevados, podendo variar de $2n=44$ a $2n=72$ (AGRELLOS et al., 2012; ANDRADES-MIRANDA et al., 2001; SILVA; YONENAGA-YASSUDA, 1997).

De acordo com Paresque (2010), existem mais de 30 formas cariotípicas descritas para *Oligoryzomys* e, segundo Silva (1999), na literatura são encontrados casos em que diferentes cariótipos foram relacionados à mesma entidade taxonômica ou diferentes espécies apresentam o mesmo cariótipo.

Um dos exemplos de maiores discrepâncias ocorre em *O. longicaudatus*, o qual tem seu nome e distribuição geográfica envolvidos em grande controvérsia. Gardner e Patton (1976) descreveram quatro formas cariotípicas para esta espécie, provenientes do Peru e Venezuela, que mais tarde foram relacionadas a outros nomes (Tabela 1.3). De acordo com Belmar-Lucero et al. (2009), Gallardo e Patterson (1985) e Palma et al. (2005), caracteres citogenéticos, morfológicos e moleculares mostram que *O. longicaudatus* tem seus limites de distribuição no Chile e Argentina.

Primeiramente, com base em morfologia, foram descritas três subespécies para *Oligoryzomys longicaudatus*: *O. longicaudatus longicaudatus*, *O. longicaudatus phillipi* e *O. longicaudatus magellanicus* (OSGOOD, 1943). Muitos anos mais tarde, análises citogenéticas mostraram a presença de dois cariótipos distintos, sendo $2n=56$ para *O. l. longicaudatus* e *O. l. phillipi* e $2n=54$ para *O. l. magellanicus* (GALLARDO; PATTERSON, 1985). Cerca de cinco anos depois, Gallardo e Palma (1990) demonstraram que as subespécies *O. l. longicaudatus* e *O. l. phillipi* são morfologicamente uniformes e as sinonimizaram a *O. longicaudatus*. Além disso, os autores elevaram a subespécie *O. longicaudatus magellanicus* ao nível específico, sendo chamada de *O. magellanicus*.

Sbalqueiro et al. (1991) estudaram citogeneticamente diferentes populações de *O. flavescens* e encontraram três números diplóides

distintos: $2n=64$, 65 e 66. Tal variação foi decorrente da presença de um ou dois cromossomos acrocêntricos pequenos em alguns indivíduos, interpretados como cromossomos supernumerários (Bs). Estudos citogenéticos mais recentes indicaram que *O. flavescens* pode ter de 0 a 4 cromossomos supernumerários (ANDRADES-MIRANDA et al., 2001; PARESQUE, 2004).

Aniskin e Volobouev (1999) fizeram análises comparativas de bandas C e G nos cariótipos de *O. microtis* e *O. flavescens* coletados na Bolívia e estabeleceram que o primeiro possui $2n=64$, $NF=66$, e que *O. flavescens* apresenta $2n=64$, 65, 66 e $NF=66-68$.

De fato, o cariótipo com $2n=64$, $NF=66$, tem sido relacionado a *O. microtis* (BONVICINO; GEISE, 2006; PATTON; DA SILVA; MALCOLM, 2000; WEKSLER; BONVICINO, 2005). Entretanto, Andrades-Miranda et al. (2001) descreveram um cariótipo com $2n=66$, $NF=74$, para exemplares coletados no Amapá e correlacionaram-no à mesma espécie. Mais recentemente, Miranda et al. (2008) realizaram análises filogenéticas com alguns marcadores moleculares e verificaram que tais indivíduos com $2n=66$, $NF=74$, poderiam representar outra espécie ainda não descrita (*Oligoryzomys* sp. B, Tabela 1.3), pois não agruparam com indivíduos identificados como *O. microtis* na filogenia.

A validade de algumas espécies também tem sido questionada. Por exemplo, *O. messorius* foi considerada sinônimo júnior de *O. fulvescens*, mas os dados cariotípicos e moleculares mostraram que se trata de uma espécie válida (ANDRADES-MIRANDA et al., 2001; MIRANDA et al., 2008).

Em outro exemplo da grande confusão existente no gênero *Oligoryzomys*, os limites morfológicos e cariotípicos de *O. destructor* precisam ser estabelecidos, pois, de acordo com Paresque (2010), esta espécie foi recuperada no mesmo clado de *O. microtis* na filogenia molecular.

Paresque et al. (2007) detectaram mais de 40 composições cariotípicas distintas para *O. nigripes* ($2n=62$, $NF=78-82$), cuja elevada diversidade cariotípica foi relacionada a inversões pericêntricas nos pares autossômicos 2, 3, 4 e 8 e variações na morfologia dos cromossomos

sexuais, posicionando *O. nigripes* como uma das espécies que possui mais polimorfismos entre os roedores Neotropicais.

Essas características de *O. nigripes*, adicionadas à sua ampla distribuição, levaram a inúmeras controvérsias na literatura. Exemplo disso ocorreu durante muito tempo, envolvendo *O. nigripes* e *O. delticola*, pois ambas apresentavam morfologia externa e cariótipos idênticos ($2n=62$, $NF=78-82$). Bonvicino e Weksler (1998) consideraram essas espécies sinônimas; Paresque (2004) e Silva (1999) confirmaram a interpretação de Bonvicino e Weksler (1998), já que comparações citogenéticas revelavam o mesmo padrão de bandas e rearranjos envolvendo os mesmos pares cromossômicos. Francès e D'Elía (2006) propuseram que ambos os táxons são sinônimos por serem indistinguíveis por dados de morfologia craniana.

Há controvérsias também em relação à *Oligoryzomys eliurus*, que, de acordo com semelhanças morfológicas, foi considerada sinônimo júnior de *O. nigripes* (BONVICINO; WEKSLER, 1998). Entretanto, Andrades-Miranda et al. (2001) descreveram cariótipos diferentes para essas duas espécies, atribuindo $2n=62$, $NF=64-66$, a *O. eliurus* e $2n=62$, $NF=78-82$, a *O. nigripes*, ambos coletados em regiões do Cerrado. Já Bonvicino e Geise (2006), Bonvicino e Weksler (1998), Myers e Carleton (1981) e Paresque (2004) correlacionaram o cariótipo com $2n=62$ e $NF=64$ a *O. fornesi*.

Silva e Yonenaga-Yassuda (1997) descreveram dois cariótipos inéditos para o gênero: *Oligoryzomys* sp. 1 ($2n=46$, $NF=52$) e *Oligoryzomys* sp. 2 ($2n=44,45$, $NF=52,53$) e realizaram estudos de evolução cromossômica, com base em bandas C, G, localização das Ag-RONs e FISH telomérica. A associação de tais dados indicou que fusão cêntrica é o evento responsável pela diferenciação dos números diplóides dessas duas espécies novas de *Oligoryzomys*.

Weksler e Bonvicino (2005) publicaram uma revisão taxonômica de *Oligoryzomys* do Cerrado brasileiro e descreveram duas novas espécies endêmicas deste bioma: *Oligoryzomys moojeni* ($2n=70$, $NF=74$) e *Oligoryzomys rupestris* ($2n=46$, $NF=52$), sendo esse último cariótipo idêntico ao de *Oligoryzomys* sp. 1 descrito previamente por Silva e Yonenaga-Yassuda (1997).

Mais recentemente, *Oligoryzomys utiaritensis* (anteriormente considerada sinônimo júnior de *O. nigripes*) foi revalidada por Agrellos et al. (2012). Segundo os autores, estudos morfológicos, morfométricos, filogenéticos e cariotípicos mostraram claramente que ambas as espécies são entidades taxonômicas distintas. De fato, com relação ao cariótipo, *O. nigripes* possui $2n=62$, $NF=78-82$, enquanto *O. utiaritensis* apresenta $2n=72$, $NF=76$, o maior número diplóide descrito para o gênero. Além disso, *O. nigripes* está distribuído ao longo da Mata Atlântica e regiões de transição de Cerrado e *O. utiaritensis*, em regiões de Cerrado e Floresta Amazônica.

Conforme apresentado anteriormente, estudos citogenéticos em *Oligoryzomys* claramente representam uma ferramenta valiosa para a diagnose das espécies. Além disso, o gênero é um modelo para estudo de evolução cromossômica, pois apresenta diversos tipos de rearranjos e variabilidade intra e interespecífica (PARESQUE, 2004, 2010).

1.2 Relevância da citogenética molecular

A “Citogenética molecular” passou a ser rotineiramente aplicada com o desenvolvimento da tecnologia de hibridação *in situ*. A partir de então, foi possível a localização de sequências específicas de ácidos nucléicos nos cromossomos, garantindo a associação dos dados moleculares sobre sequências de DNA com informações cromossômicas (SCHWARZACHER; HESLOP-HARRISON, 2000).

A técnica se baseia na desnaturação do DNA-alvo, presente nos cromossomos metafásicos ou interfásicos, e na aplicação de sequências complementares isoladas de DNA ou RNA (sondas) que se ligam ao sítio exato onde a sequência ocorre naturalmente (GUERRA, 2005).

Nos primeiros protocolos de hibridação, que foram desenvolvidos ainda no final da década de 1960, as sondas eram marcadas com isótopos radioativos. Com o estabelecimento de novas tecnologias, a marcação isotópica foi substituída gradativamente por marcação com outras moléculas, como por exemplo, os fluorocromos e, portanto, a técnica de hibridação passou

a ser chamada de FISH (do inglês: *fluorescence in situ hybridization*) (SCHWARZACHER; HESLOP-HARRISON, 2000; VIEGAS-PEQUIGNOT et al., 1989).

Diversos tipos de sondas podem ser utilizadas, tais como: (i) sondas de sequências únicas ou de poucas cópias, úteis em mapeamento, localização e ordenamento de sequências de DNA ou genes nos cromossomos; (ii) sondas de DNA repetitivo disperso, que são sequências repetitivas dispersas ao longo dos cromossomos e marcam uniformemente todo o genoma; (iii) sondas genômicas, constituídas por um grande número de sequências únicas e repetitivas, que marcam todos os cromossomos igualmente; (iv) sondas cromossômicas, um conjunto de sequências gênicas ou não-gênicas de um determinado cromossomo que pode ser reunido para formar uma sonda capaz de “pintar” apenas aquele cromossomo; (v) sondas de sequências repetitivas organizadas em tandem: o DNA ribossômico, centromérico e o telomérico, por exemplo, que têm sido amplamente empregados em diversos tipos de estudos (GUERRA, 2005).

As sondas cromossomo-específicas levaram ao desenvolvimento da técnica de pintura cromossômica, que permite corar simultaneamente cada cromossomo ou pedaços dele em cores diferentes (seção 1.2.2).

1.2.1 FISH com sondas teloméricas (TTAGGG)_n

Os telômeros são estruturas formadas por proteínas e DNA, localizados nas extremidades dos cromossomos, que impedem a fusão com outros cromossomos e os protegem da degradação (ZAKIAN, 1995).

Experimentos de FISH com a sequência (TTAGGG)_n de telômeros, realizados em diversas espécies de vertebrados, mostraram a presença da sequência em posições teloméricas e não-teloméricas (estas últimas denominadas também sequências teloméricas intersticiais ou ITS – do inglês *interstitial telomeric sequences*). Essa sequência é extremamente conservada entre diferentes grupos e, por isso, é considerada uma sonda importante para estudos de evolução cromossômica (MEYNE et al., 1990).

Enquanto a hibridação exclusivamente telomérica implica se tratar da região do telômero funcional, a origem e função das repetições (TTAGGG)_n nos sítios não-teloméricos ainda são contraditórias.

Em alguns casos, sítios não-teloméricos de (TTAGGG)_n podem representar sequências remanescentes de telômeros, resultantes de rearranjos cromossômicos, tais como inversões, fusões cêntricas e fusões em tandem ocorridos durante a evolução cariotípica de muitos vertebrados (ANDRADES-MIRANDA et al., 2002; LEE; SASI; LIN, 1993; MEYNE et al., 1990; RUIZ-HERRERA et al., 2002). Porém, essa condição parece não ser universal, uma vez que foram localizadas ITS em cromossomos de cariótipos que não sofreram variações numéricas ou estruturais (WILEY et al., 1992) e localizadas próximas ou dentro de blocos de heterocromatina constitutiva (METCALF; ELDRIDGE; JOHNSTON, 2004; MEYNE et al., 1990; PAGNOZZI; SILVA; YONENAGA-YASSUDA, 2000).

Estudos das localizações das sequências teloméricas têm sido realizados em diferentes espécies de vertebrados e têm demonstrado que há uma variedade de mecanismos que podem levar ao surgimento de (TTAGGG)_n em sítios intersticiais; entre eles: (i) as ITS seriam derivadas de cromossomos envolvidos em rearranjos durante a evolução cariotípica e representariam sequências remanescentes nos cromossomos recém-formados; (ii) poderiam ser resultantes da amplificação de sequências (TTAGGG)_n; (iii) resultariam de permuta, transposição e trocas desiguais de cromátides irmãs; (iv) introdução de sequências teloméricas pela enzima telomerase; e (v) integração de segmentos extracromossômicos ou transposons com sequências teloméricas (MEYNE et al., 1990; RUIZ-HERRERA et al., 2008; WILEY et al., 1992).

Assim, não há um consenso em relação à presença ou ausência de ITS e rearranjos cromossômicos, de modo que diferentes mecanismos podem estar ocorrendo nos diversos grupos de vertebrados estudados (SILVA, 1999).

1.2.2 FISH com sondas cromossômicas (Pintura Cromossômica)

Quando a hibridação *in situ* fluorescente é realizada com sondas derivadas de cromossomos inteiros ou pedaços cromossômicos, é denominada “Pintura cromossômica” (FERGUSON-SMITH; YANG; O'BRIEN, 1998). Caso as sondas cromossômicas de uma espécie sejam utilizadas para hibridar cromossomos de outra espécie, a técnica passa a ser chamada de “Pintura cromossômica comparativa” ou Zoo-FISH (CHOWDHARY; RAUDSEPP, 2001).

As sondas cromossômicas podem ser obtidas por microdissecção ou citometria de fluxo. No caso da citometria de fluxo, os cromossomos são separados por tamanho e razão AT/CG, a partir de um gráfico denominado cariótipo de fluxo (ver Figura 4.1, Capítulo 4).

O cariótipo de fluxo é característico para cada espécie e pequenas variações dentro da mesma espécie são normalmente resultantes de diferentes quantidades de DNA repetitivo dos indivíduos (FERGUSON-SMITH; YANG; O'BRIEN, 1998).

A Zoo-FISH é capaz de detectar sintonias entre espécies diferentes. Dessa forma, pode ocorrer hibridação em apenas um cromossomo, indicando que todo o cromossomo é conservado; ou, em outros casos, muitos cromossomos ou partes deles são pintados, indicando que vários rearranjos cromossômicos ocorreram durante a divergência das espécies. Geralmente, espécies mais relacionadas exibem menor número de rearranjos do que espécies distantes (FERGUSON-SMITH; YANG; O'BRIEN, 1998).

As homologias detectadas pela pintura cromossômica são úteis para o mapeamento genético das espécies, para estudos de evolução cromossômica, determinando, assim, os rearranjos que ocorreram durante a evolução. Entretanto, tal técnica não permite a detecção de rearranjos intra-cromossômicos e também não é bem sucedida quando aplicada entre grupos de animais filogeneticamente distantes. Apesar dessas limitações, a pintura é capaz de determinar linhas de descendência entre diversas espécies (FERGUSON-SMITH; TRIFONOV, 2007).

A pintura cromossômica comparativa se iniciou com hibridações de sondas humanas em outros primatas (MORESCALCHI et al., 1997; RICHARD; LOMBARD; DUTRILLAUX, 1996; WIENBERG et al., 1990). Posteriormente, as sondas cromossômicas humanas foram hibridadas em outras ordens de mamíferos, permitindo o reconhecimento de sequências de DNA conservadas e revelando que grandes blocos de DNA têm sido transmitidos sem grandes alterações durante a evolução da classe Mammalia (FERGUSON-SMITH; TRIFONOV, 2007; FERGUSON-SMITH; YANG; O'BRIEN, 1998; SCHERTHAN et al., 1994).

À medida que as novas tecnologias foram avançando, foi possível a obtenção de sondas cromossômicas de qualquer espécie de vertebrado que dispõe de cultura celular (FERGUSON-SMITH; YANG; O'BRIEN, 1998; YANG; GRAPHODATSKY, 2009). Entretanto, a maioria dos trabalhos de pintura cromossômica envolve sondas cromossômicas obtidas de espécies de mamíferos, de modo que experimentos de Zoo-FISH com sondas de outros vertebrados (aves, répteis e principalmente anfíbios) ainda são muito escassos na literatura (DOBIGNY; YANG, 2008).

Com relação aos roedores, análises com sondas humanas em representantes não pertencentes à superfamília Muroidea, como os Sciuridae (esquilos), mostraram um cariótipo altamente conservado, que retém muitas sintenias ancestrais (RICHARD et al., 2003). Em contrapartida, os roedores da superfamília Muroidea possuem cariótipos muito rearranjados, de tal modo que dados de pintura cromossômica com sondas de espécies muito distantes podem ser de difícil interpretação. Por isso, sondas do roedor *Mus musculus* (superfamília Muroidea, família Muridae) foram utilizadas para serem hibridadas em lâminas de roedores muróideos (HASS; SBALQUEIRO; MULLER, 2008; ROMANENKO et al., 2006).

Hass, Sbalqueiro e Muller (2008), utilizando tais sondas, verificaram 27 regiões de homologia com 10 cromossomos de cinco espécies de roedores sul-americanos: *Akodon cursor*, *A. montensis*, *A. paranaensis*, *A. serrensis* e *Oligoryzomys flavescens*, mostrando conservação evolutiva dos cromossomos 1, 4, 6, 7, 11, 14, 15, 18, 19 e X. Contudo, como as famílias

Muridae e Cricetidae possuem o ancestral comum que divergiu provavelmente há cerca de 31,1 milhões de anos, a hibridação de *M. musculus* em cricetídeos pode não ser tão esclarecedora (SWIER et al., 2009).

Diante disso, Swier et al. (2009) isolaram sondas cromossômicas da espécie *Sigmodon hispidus* (família Cricetidae, subfamília Sigmodontinae) para hibridar em outras nove espécies do mesmo gênero, com o objetivo de determinar as mudanças cariotípicas ocorridas entre as espécies de *Sigmodon*. Assim, sugeriram um possível cariótipo ancestral para o gênero.

Outro estudo recente, que utilizou sondas espécie-específicas de roedores da subfamília Sigmodontinae, foi realizado por Ventura et al. (2009). Os autores compararam os cariótipos de quatro espécies de *Akodon* e os resultados revelaram homologia completa entre os complementos de *Akodon* sp. n. ($2n = 10$), *A. cursor* ($2n = 15$), *A. montensis* ($2n = 24$) e *A. paranaensis* ($2n = 44$), evidenciando inúmeros rearranjos cromossômicos entre as espécies. A pintura mostrou oito segmentos sintênicos compartilhados entre *A. montensis*, *A. cursor* e *Akodon* sp. n., cinco associações exclusivas para *A. cursor* e seis para *Akodon* sp. n. Foi detectada também homologia quase completa dos cromossomos X e até mesmo do Y, indicando que tais espécies passaram por um processo recente de intensa diferenciação autossômica, no qual a homologia total dos cromossomos sexuais foi conservada, excetuando na espécie *Akodon* sp. n.

Os roedores neotropicais possuem grande variabilidade cariotípica e são modelos úteis para investigação de evolução cromossômica utilizando pintura cromossômica comparativa. Além de auxiliar na compreensão dos rearranjos que ocorreram durante a evolução das espécies, a pintura cromossômica detecta homologias que podem ser usadas para construção de mapas citogenéticos (PIECZARKA; NAGAMACHI, 2005).

CONCLUSÕES GERAIS

1) As análises por citogenética convencional em 117 exemplares do gênero *Oligoryzomys* revelaram *O. flavescens* (2n=64, 65, 66, NF=66), *O. fornesi* (2n=62, NF=64), *O. microtis* (2n=64, NF=64), *O. moojeni* (2n=70, NF=72), *O. nigripes* (2n=62, NF=78-82), *Oligoryzomys* sp. A (2n=70, NF=72) e *O. stramineus* (2n=52, NF=68) e novos números fundamentais foram descritos para *O. microtis* (NF=64) e *O. moojeni* (NF=72).

2) *O. flavescens*, *O. fornesi*, *O. microtis*, *O. moojeni*, *O. nigripes* e *O. stramineus* apresentam cariótipos espécie-específicos, úteis para a citotaxonomia do gênero.

3) Um novo cariótipo está sendo descrito para *Oligoryzomys* sp. A, com 2n=70, NF=72. Uma nova forma para o par 8 (homomórfica acrocêntrica) de *O. nigripes* foi observada, assim como um caso de mosaicismo (2n=61,X/62,XX).

4) *O. fornesi* foi coletado em novas localidades para as quais a espécie não havia sido registrada, de modo que sua distribuição é mais ampla do que o relatado anteriormente.

5) As variações nos cromossomos sexuais de *O. flavescens*, *O. fornesi*, *O. microtis* e *O. moojeni*, devido à adição/deleção de heterocromatina constitutiva e inversão pericêntrica estão sendo descritas pela primeira vez na literatura.

6) A banda G de *O. fornesi* e *O. stramineus* está sendo apresentada pela primeira vez na literatura, assim como os dados de FISH telomérica.

7) Este trabalho reforça a importância de maiores esforços de coletas para conhecimento da biodiversidade brasileira e reitera a citogenética como uma ferramenta para diagnosticar as espécies de *Oligoryzomys*, uma vez que esse marcador é fundamental para a citotaxonomia do grupo, pois seus representantes possuem morfologia externa semelhante e de difícil distinção e algumas dessas espécies ocorrem em simpatria.

8) Estudos de evolução cromossômica em *Oligoryzomys*, a partir de pintura cromossômica comparativa, estão sendo apresentados pela primeira vez na literatura.

9) Os resultados revelaram uma complexa reorganização genômica envolvendo os cariótipos das cinco espécies estudadas, embora sequências teloméricas intersticiais não tenham sido detectadas.

10) A pintura cromossômica mostrou 31 regiões de homologia em *O. fornesi*, 32 em *O. microtis*, 33 em *O. nigripes* e *O. rupestris* e 34 regiões em *Oligoryzomys* sp. 2.

11) *O. rupestris* ($2n=46$) e *Oligoryzomys* sp. 2 ($2n=44$) são as espécies que possuem os cariótipos mais rearranjados, sendo que a fusão em tandem originou os três maiores pares no cariótipo dessas espécies.

12) Os dados de pintura cromossômica corroboram os dados prévios de que a fusão cêntrica é o evento responsável pela diferença no número diplóide de *O. rupestris* e *Oligoryzomys* sp. 2.

13) O cromossomo X de *O. moojeni* mostrou homologia entre o X e o Y das outras espécies, revelando, possivelmente, a região pseudoautossômica.

14) Rearranjos complexos estão envolvidos na diferenciação cariotípica de *Oligoryzomys*, tais como: inversões pericêntricas, fissões, fusões em tandem, fusão cêntrica, perda/inativação, reposicionamento e ganho/ativação de centrômero.

REFERÊNCIAS*

ACOSTA, M. J.; ROMERO-FERNÁNDEZ, I.; SÁNCHEZ, A.; MARCHAL, J. A. Comparative analysis by chromosome painting of the sex chromosomes in Arvicolidae rodents. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 132, p. 47-54, 2010.

AGRELLOS, R.; BONVICINO, C. R.; ROSA, E. S. T.; MARQUES, A. A. R.; D'ANDREA, P. S.; WEKSLER, M. The taxonomic status of the Castelo dos Sonhos Hantavirus reservoir, *Oligoryzomys utiaritensis* Allen 1916 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Zootaxa*, v. 3220, p. 1-28, 2012.

AGUILERA, M.; PÉREZ-ZAPATA, A.; MARTINO, A. Cytogenetics and karyosystematics of *Oryzomys albigularis* (Rodentia, Cricetidae) from Venezuela. *Cytogenet. Cell Genet.*, v. 69, p. 44-49, 1995.

ALMEIDA, E. J. C.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Robertsonian fusion, pericentric inversion and sex chromosome heteromorphisms in *Oryzomys subflavus* (Cricetidae, Rodentia). *Caryologia*, v. 38, p. 129-137, 1985.

ALMEIDA, E. J. C.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Pericentric inversions and sex chromosome heteromorphisms in *Oryzomys nigripes* (Rodentia, Cricetidae). *Caryologia*, v. 44, p. 63-73, 1991.

ANDRADES-MIRANDA, J.; OLIVEIRA, L. F. B.; LIMA-ROSA, A. V.; NUNES A. P.; ZANCHIN N. I. T.; MATTEVI M. S. Chromosome studies of seven species of *Oligoryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Brazil. *J. Mammal.*, v. 82, p. 1080-1091, 2001.

ANDRADES-MIRANDA, J.; ZANCHIN, N. I. T.; OLIVEIRA, L. F. B.; LANGGUTH, A. R.; MATTEVI, M. S. (T2AG3)_n telomeric sequence hybridization indicating centric fusion rearrangements in the karyotype of the rodent *Oryzomys subflavus*. *Genetica*, v. 144, p. 11-16, 2002.

ANISKIN V. M.; VOLOBOUEV V. T. Comparative chromosome banding of two South-American species of rice rats of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae). *Chromosome Res.*, v. 7, p. 557-562, 1999.

BELMAR-LUCERO, S.; GODOY, P.; FERRES, M.; VIAL, P.; PALMA, R. E. Range expansion of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in Patagonian Chile, and first record of a Hantavirus in the region. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, v. 82, p. 265-275, 2009.

BONVICINO, C. R.; D'ANDREA, P. S.; BORODIN, P. M. Pericentric inversion in natural population of *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Sigmodontinae). *Genome*, v. 44, p. 791-796, 2001.

* De acordo com: ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 6023**: informação e documentação: referências: elaboração. Rio de Janeiro, 2002.

BONVICINO, C. R.; GEISE, L. Relevância dos estudos cariológicos na taxonomia de alguns gêneros de Oryzomyini (Rodentia, Sigmodontinae). In: FREITAS, T. R. O.; VIEIRA, E.; PACHECO, S.; CHRISTOFF, A. U. (Ed.). *Mamíferos do Brasil: genética, sistemática, ecologia e conservação*. São Carlos: Sociedade Brasileira de Genética, Suprema, 2006. p. 27-37.

BONVICINO, C. R.; MOREIRA, M. A. M. Molecular phylogeny of the genus *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) based on cytochrome *b* DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 18, p. 282-292, 2001.

BONVICINO, C. R.; OLIVEIRA, J. A.; D'ANDREA, P. S. *Guia dos Roedores do Brasil com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: CCentro Pan-Americano de Febre Aftosa-OPAS/OMS, 2008. 120 p.

BONVICINO, C. R.; WEKSLER, M. A new species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from northeastern and central Brazil. *Z. Säugetierkd.*, v. 63, p. 90-103, 1998.

BRUM-ZORRILLA, N.; FRONZA, T. G.; WAINBERG, R. *Oryzomys flavescens* and *O. delticola* chromosomes (Rodentia, Cricetidae) from Uruguay and Argentina. *Caryologia*, v. 41, p. 275-288, 1988.

CAMACHO, J. P. M. B Chromosomes. In: GREGORY, T. R. *The evolution of the genome*. USA: Elsevier Academic Press, 2005. Cap. 4, p.224-273.

CARLETON, M. D. Introduction to rodents. In: ANDERSON, S.; JONES, J. K., Jr. (Ed.). *Orders and families of recent mammals of the world*. New York: John Wiley, 1984. p.255-288.

CARLETON, M. D.; MUSSER, G. G. Muroid Rodents. In: ANDERSON, S.; JONES, J. K., Jr. (Ed.). *Orders and families of recent mammals of the world*. New York: John Wiley, 1984. p. 289-379.

CARLETON, M. D.; MUSSER, G. G. Systematic studies of Oryzomyine rodents. (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 191, p. 1-83, 1989.

CARPENTER, W.; MASHIMA, T. Y.; RUIPIPER, D. J. *Exotic animal formulary*. USA: Greystone Publications, 1996.

CHIARELLO, A. G.; AGUIAR, L. M. S.; CERQUEIRA, R.; MELO, F. R.; RODRIGUES, F.H.G.; SILVA, V.M.F. Mamíferos ameaçados de extinção no Brasil. In: MACHADO, A. B. M.; DRUMMOND, G. M.; PAGLIA, A. P. (Ed.). *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Brasília, DF: MMA, 2008. Vol. 2, p. 681-874.

CHOO, K. H. A. *The centromere*. New York: Oxford University Press, 1997. 304 p.

CHOWDHARY, B. P.; RAUDSEPP, T. Chromosome painting in farm, pet and wild animal species. *Methods in Cell Science*, v. 23, p. 37-55, 2001.

D'ELÍA, G. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, v. 19, p. 307-323, 2003.

D'ELÍA, G.; LUNA, L.; GONZALEZ, E. M.; PATTERSON, B. D. On the Sigmodontinae radiation (Rodentia, Cricetidae): an appraisal of phylogenetic position of *Rhagomys*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 38, p. 558-564, 2006.

D'ELÍA, G.; PARDINAS, U. F. J.; TETA, P.; PATTON, J. P. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontinae rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, v. 71, p. 187-194, 2007.

DE OLIVEIRA, E. H. C.; NEUSSER, M.; FIGUEIREDO, W. B.; NAGAMACHI, C.; PIECZARKA, J. C.; SBALQUEIRO, I. J.; WIENBERG, J.; MULLER, S. The phylogeny of howler monkeys (*Alouatta*, Platyrrhini): reconstruction by multicolor cross-species chromosome painting. *Chromosome Res.*, v. 10, p. 669-683, 2002.

DE VIVO, M.; CARMIGNOTTO, A. P.; GREGORIN, R.; HINGST-ZAHER, E.; IACK-XIMENES, G. E.; MIRETZKI, M.; PERCEQUILLO, A. R.; JR, M. M. R.; ROSSI, R. V.; TADDEI, V. A. *Checklist dos mamíferos do estado de São Paulo, Brasil*. Disponível em: <BiotaNeotropica11(1a):<http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1a/en/abstract?inventory+bn0071101a2011>>. Acesso em: 25 mar. 2011.

DOBIGNY, G.; YANG, F. Comparative cytogenetics in the genomics era: cytogenomics comes of age. *Chromosome Res.*, v. 16, p. 1-4, 2008.

EMMONS, L. E.; FEER, F. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. 2nd ed. Chicago: University of Chicago, 1997. 184 p.

ESPINOSA, M. B.; REIG, O. A. Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae). III. Banding karyotypes of Argentinian *Oligoryzomys*. *Z. Säugetierkd.*, v. 56, p. 306-317, 1991.

FAGUNDES, V. *Análises cromossômicas e dos complexos sinaptonêmicos em roedores brasileiros das famílias Cricetidae e Echimyidae*. 1997. 194 f. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.

FAGUNDES, V.; CHRISTOFF, A. U.; AMARO-GHILARD, R. C.; SCHEIBLER, D. R.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Multiple interstitial ribosomal sites (NORs) in the Brazilian squirrel *Sciurus aestuans ingrami*

(Rodentia, Sciuridae) with $2n=40$. An overview of *Sciurus* cytogenetics. *Genet. Mol. Biol.*, v. 26, p. 253-257, 2003.

FAGUNDES, V.; CHRISTOFF, A. U.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Extraordinary Chromosomal Polymorphism with 28 different karyotypes in the Neotropical species *Akodon cursor* (Muridae, Sigmodontinae), one of the smallest diploid number in rodents ($2n=16, 15$ and 14). *Hereditas*, v. 129, p. 263-274, 1998.

FAGUNDES, V.; SCALZI-MARTIN, J. M.; SIMS, K.; HOZIER, J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. ZOO-FISH of a microdissection DNA library and G-banding patterns reveal the homeology between the Brazilian rodents *Akodon cursor* and *A. montensis*. *Cytogenet. Cell Genet.*, v. 78, p. 224-228, 1997.

FERGUSON-SMITH, M.; TRIFONOV, V. Mammalian karyotype evolution. *Nature Rev. Gen.*, v. 8, p. 950-962, 2007.

FERGUSON-SMITH, M. A.; YANG, F.; O'BRIEN, P. C. M. Comparative mapping using chromosome sorting and painting. *ILAR J.*, v. 39, p. 68-76, 1998.

FERNANDES, F. A.; D'ANDREA, P. S.; BONVICINO, C. R. *Oligoryzomys stramineus* Bonvicino and Weksler, 1998 (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae): New records on northeastern Brazil. *Checklist*, v. 8, p. 184-186, 2012.

FINOTELO, L. F. M.; AMARAL, P. J. S.; PIECZARKA, J. C.; DE OLIVEIRA, E. H. C.; PISSINATI, A.; NEUSSER, M.; MULLER, S.; NAGAMACHI, C. Y. Chromosome phylogeny of the subfamily Pitheciinae (Platyrrhini, Primates) by classic cytogenetics and chromosome painting. *BMC Evol. Biol.*, v. 10, p. 2-9, 2010.

FORD, C. E.; HAMERTON, J. L. A colchicine hypotonic-citrate squash sequence for mammalian chromosome. *Stain Technol.*, v. 31, p. 247-251, 1956.

FRANCÈS, J.; D'ELÍA, G. *Oligoryzomys delticola* es sinónimo de *O. nigripes* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozool. Neotrop.*, v. 13, p. 123-131, 2006.

FRESHNEY, R. I. *Animal cell culture: a practical approach*. Washington D.C: Oxford, 1986. 247 p.

GALLARDO, M.; GONZALEZ, L. A. Sex chromosome polymorphism in *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia, Cricetidae). *Experientia*, v. 30, p. 312-314, 1977.

GALLARDO, M. H.; PALMA, E. Systematics of *Oryzomys longicaudatus* (Rodentia: Muridae) in Chile. *J. Mammal.*, v. 71, p. 333-342, 1990.

GALLARDO, M. H.; PATTERSON, B. D. Chromosomal differences between two nominal subspecies of *Oryzomys longicaudatus* Bennett. *Mammal. Chrom. Newsl.*, v. 25, p. 49-53, 1985.

GARDNER, A. L.; PATTON, J. L. Karyotypic variation in Oryzomyini rodents (Cricetidae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. *Occ. Pap. Mus. Zool.*, v. 49, p. 1-48, 1976.

GONZALEZ-ITTIG, R. E.; SALAZAR-BRAVO, J.; BARQUEZ, R. M.; GARDENAL, C. N. Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zool. Scripta*, v. 39, p. 511-526, 2010.

GRAPHODATSKY, A. S.; TRIFONOV, V. A.; STANYON, R. The genome diversity and karyotype evolution of mammals. *Mol. Cytogenet.*, v. 4, p. 22-38, 2011.

GUERRA, M. Hibridização in situ: princípios básicos. In: _____. *FISH, conceitos e aplicações na citogenética*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2005. p. 1-32.

HAIKUK, M. W.; BICKHAM, J.; SCHMIDLY, D. J. Karyotypes of six species of *Oryzomys* from Mexico and Central America. *J. Mammal.*, v. 60, p. 610-615, 1979.

HASS, I.; SBALQUEIRO, I. J.; MULLER, S. Chromosomal phylogeny of four Akodontini species (Rodentia, Cricetidae) from Southern Brazil established by ZOO-FISH using *Mus musculus* (Muridae) painting probes. *Chromosome Res.*, v. 16, p. 75-88, 2008.

HOOPER, E. T.; MUSSER, G. G. The glans pênis in Neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of Muroid rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, v. 123, p. 1-57, 1964.

HOWELL, W. M.; BLACK, D. A. Controlled silver-staining of nucleous organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method. *Experientia*, v. 36, p. 1014-1015, 1980.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (IUCN). 2012. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.2. Disponível em: <www.iucnredlist.org> Acesso em: 18 mar. 2013.

JONES, R. N.; REES, H. *B Chromosomes*. New York: Academic Press, 1982. 266p.

KASAHARA, S. *Introdução à pesquisa em citogenética de vertebrados*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2009. 160 p.

KASAHARA, S.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Sex-chromosome variability in *Zygodontomys lasiurus* (Rodentia, Cricetidae). *Cytologia*, v. 48, p. 569-576, 1983.

KING, M. *Species evolution the role of chromosome change*. Great Britain: Cambridge University Press, 1993. 336 p.

LEE, C.; SASI, R.; LIN, C. C. Interstitial localization of telomeric DNA sequences in the Indian muntjac chromosomes: further evidence for tandem fusions in the karyotypic evolution of the Asian muntjacs. *Cytogenet. Cell Genet.*, v. 63, p. 156-159, 1993.

LEVAN, A.; FREDGA, K.; SANDBERG, A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, v. 52, p. 201-220, 1964.

LIMA, J. F. S.; BONVICINO, C.; KASAHARA, S. A new karyotype of *Oligoryzomys* (Sigmodontinae, Rodentia) from central Brazil. *Hereditas*, v. 139, p. 1-6, 2003.

MATTEVI, M. S.; ANDRADES-MIRANDA, J. Estudos citogenéticos nos roedores da tribo Oryzomyini. In: FREITAS, T. R. O.; VIEIRA, E.; PACHECO, S.; CHRISTOFF, A. U. (Ed.). *Mamíferos do Brasil: genética, sistemática, ecologia e conservação*. São Carlos: Sociedade Brasileira de Genética, Suprema. 2006. p. 107-137.

METCALF, C. J.; ELDRIDGE, M. D. B.; JOHNSTON, P. G. Mapping the distribution of the telomeric sequence $(T_2AG_3)_n$ in the $2n=14$ ancestral marsupial complement and in the macropodines (Marsupialia: Macropodidae) by fluorescence *in situ* hybridization. *Chromosome Res.*, v. 12, p. 405-414, 2004.

MEYNE, J.; BAKER, R. J.; HOBART, H. H.; HSU, T. C.; RYDER, O. A.; WARD, O. G.; WILEY, J. E.; WURSTER-HILL, D. H.; YATES, T. L.; MOYZIZ, R. K. Distribution of non-telomeric sites of the $(TTAGGG)_n$ telomeric sequence in vertebrate chromosomes. *Chromosoma*, v. 99, p. 3-10, 1990.

MIRANDA, G. B.; OLIVEIRA, L. F. B.; ANDRADES-MIRANDA, J.; LANGGUTH, A.; CALLEGARI-JACQUES, S. M.; MATTEVI, M. Phylogenetic and phylogeographic patterns in Sigmodontine rodents of the genus *Oligoryzomys*. *J. Hered.*, v. 100, p. 309-321, 2008.

MOREIRA, C. N.; DI-NIZO, C. B.; SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; VENTURA, K. A remarkable autosomal heteromorphism in *Pseudoryzomys simplex* $2n=56$, $FNa=54-55$ (Rodentia, Sigmodontinae). *Genet. Mol. Biol.*, 2013. In press.

MORESCALCHI, M. A.; SCHEMPP, W.; CONSIGLIERE, S.; BIGONI, F.; WIENBERG, J.; STANYON, R. Mapping chromosomal homology between humans and the black-handed spider monkey by fluorescence *in situ* hybridization. *Chromosome Res.*, v. 5, p. 527-536, 1997.

MUSSER, G. G.; CARLETON, M. D. Family Muridae. In: WILSON, D. E.; REEDER, D. M. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. Washington: Smithsonian Institution Press, 1993. p. 501-755.

MUSSER, G. G.; CARLETON, M. D. Superfamily Muroidea. In: WILSON, D. E.; REEDER, D. M. *Mammals species of the world*. 3rd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. Vol. 2, p. 955-1186.

MYERS, P.; CARLETON, M. D. The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's "rat sixième ou rat à tarse noir". *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, v. 161, p. 1-41, 1981.

MYERS, P.; LUNDRIGAN, B.; TUCKER, P. K. Molecular phylogenetics of Oryzomyine Rodents: The genus *Oligoryzomys*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 4, p. 372-382, 1995.

NAGAMACHI, C. Y.; PIECZARKA, J. C.; O'BRIEN, P. C. M.; PINTO, J. A.; MALCHER, S. M.; PEREIRA, A. L.; RISSINO, J. D.; MENDES-OLIVEIRA, A. C.; ROSSI, R. V.; FERGUSON-SMITH, M. A. FISH with whole chromosome and telomeric probes demonstrates huge karyotypic reorganization with ITS between two species of Oryzomyini (Sigmodontinae, Rodentia): *Hylaeamys megacephalus* probes on *Cerradomys langguthi* karyotype. *Chromosome Res.*, v. 2, p. 107-119, 2013.

NOWAK, R. M. *Walker's mammals of the World*. 5th ed. Baltimore: John Hopkins University, 1991. Vol. 2, 1629 p.

OSGOOD, W. H. *The mammals of Chile*. Field Museum of Natural History, 1943. Vol. 30, 268 p. (Zoological series).

PAGNOZZI, J. M.; SILVA, M.J.J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Intraespecific variation in the distribution of the interstitial telomeric (TTAGGG)_n sequences in *Micoureus demerarae* (Marsupialia: Didelphidae). *Chromosome Res.*, v. 8, p. 585-591, 2000.

PAIVA, C. R.; NASCIMENTO, J.; SILVA, A. P. Z.; BERNARDE, P. S.; ANANIAS, F. Karyotypes and Ag-NORs in *Phyllomedusa camba* De La Riva, 1999 and *P. rhodei* Mertens, 1926 (Anura, Hylidae, Phyllomedusinae): cytotoxic considerations. *Ital. J. Zool.*, v. 77, p. 116-121, 2010.

PALMA, R. E.; RIVERA-MILLA, E.; SALAZAR-BRAVO, J.; TORRES-PEREZ, F.; PARDIÑAS, U. F. J.; MARQUET, P. A.; SPOTORNO, A. E.; MEYNARD, A. P.; YATES, T. L. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *J. Mammal.*, v. 86, p. 191-200, 2005.

PALMA, R. E.; RODRIGUEZ-SERRANO, E.; RIVERA-MILLA, E.; HERNANDEZ, C. E.; SALAZAR-BRAVO, J.; CARMA, M. I.; BELMAR-LUCERO, S.; GUTIERREZ-TAPIA, P.; ZEBALLOS, H.; YATES, T. L. Phylogenetic relationships of the pigmy rice rats of the genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae). *Zool. J. Linnean Soc.*, v. 160, p. 551-566, 2010.

PARESQUE, R. *Identidade das espécies de Oligoryzomys (Rodentia: Sigmodontinae) do Cerrado e Mata Atlântica*. 2004. 136 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, 2004.

PARESQUE, R. *Diversificação das espécies do gênero Oligoryzomys Bangs 1900 (Rodentia, Cricetidae) na região neotropical*. 2010. 326 f. Tese (Doutorado em Biologia Genética) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

PARESQUE, R.; SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; FAGUNDES, V. Karyological geographic variation of *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818 (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Genet. Mol. Biol.*, v. 30, p. 43–53, 2007.

PATTON, J. L. Comparative genomics and the role of chromosomal rearrangements in species divergence: a paradigm revisited. *Mastozool. Neotrop.*, v. 11, p. 147-150, 2004.

PATTON, J. L.; DA SILVA, M. N. F.; MALCOLM, J. R. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, v. 244, p. 1-305, 2000.

PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Chromosomal evolution in the Brazilian lizards of genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Amazon and Atlantic rain forests: banding patterns and FISH of telomeric sequences. *Hereditas*, v. 131, p. 15-21, 1999.

PEPPERS, J. A.; WIGGINS, L. E.; BAKER, R. J. Nature of B chromosomes in the harvest mouse *Reithrodontomys megalotis* by fluorescence *in situ* hybridization (FISH). *Chromosome Res.*, v. 5, p. 475-479, 1997.

PERCEQUILLO, A. R.; WEKSLER, M.; COSTA, L. P. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zool. J. Linnean Soc.*, v. 161, p. 357-390, 2011.

PEREIRA, N. P.; VENTURA, K.; JUNIOR, M. C. S.; SILVA, D. M.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; PELLEGRINO, K. C. M. Karyotype characterization and nucleolar organizer regions of marsupial species (Didelphidae) from areas of Cerrado and Atlantic Forest in Brazil. *Genet. Mol. Biol.*, v. 31, p. 887-892, 2008.

PERINI, M. B.; WEIMER, T. A.; CALLEGARI-JACQUES, S. M.; MATTEVI, M. S. Biochemical polymorphisms and genetic relationships in Rodents of the genera *Oryzomys* and *Oligoryzomys* (Sigmodontinae) from Brazil. *Biochem. Genet.*, v. 42, p. 317-329, 2004.

PIECZARKA, J. C.; NAGAMACHI, C. Y. Pintura cromossômica como instrumento para estudos filogenéticos em primatas. In: GUERRA, M. *FISH, conceitos e aplicações na citogenética*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2005. Cap. 5, p. 115-132.

PINE, R. H.; TIMM, R. M.; WEKSLER, M. A newly recognized clade of trans-Andean Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae), with description of a new genus. *J. Mammal.*, v. 93, p. 851-870, 2012.

RASBAND, W. S. *ImageJ*. US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em: 08 out. 2011.

REIG, O. A. A new fossil genus of South America cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *J. Zool.*, v. 192, p. 257-281, 1980.

REIG, O. A. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev. Bras. Genet.*, v. 6, p. 333-365, 1984.

REIG, O. A. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. In: VUILLEUMIER, F.; MONASTERIO, M. (Ed.). *High altitude tropical biogeography*. New York: Oxford University Press, 1986. p. 404-439.

RICHARD, F.; LOMBARD, M.; DUTRILLAUX, B. ZOO-FISH suggests a complete homology between human and Capuchin Monkey (Platyrrhini) euchromatin. *Genomics*, v. 36, p. 417-423, 1996.

RICHARD, F.; MESSAOUD, C.; BONNET-GARNIER, A.; LOMBARD, M.; DUTRILLAUX, B. Highly conserved chromosomes in an Asian squirrel as demonstrated by ZOO-FISH with human probes. *Chromosome Res.*, v. 17, p. 597-603, 2003.

RIESEBERG, L. H. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends Ecol. Evol.*, v. 16, p. 351-358, 2001.

RIESEBERG, L. H.; LIVINGSTONE, K. Chromosomal speciation in Primates. *Science*, v. 300, p. 267-268, 2003.

ROMANENKO, S. A.; PERELMAN, P. L.; SERDUKOVA, N. A.; TRIFINOV, V.; BILTUEVA, L. S.; WANG, J.; LI, T.; NIE, W.; O'BRIEN, P. C. M.; VOLOBOUEV, V. T.; STANYON, R.; FERGUSON-SMITH, M. A.; YANG, F.; GRAPHODATSKY, A. S. Reciprocal chromosome painting between three laboratory rodent species. *Mamm. Genome*, v. 17, p. 1183-1192, 2006.

ROMANENKO, S. A.; PERELMAN, P. L.; TRIFONOV, V. A.; GRAPHODATSKY, A. S. Chromosomal evolution in Rodentia. *Heredity*, v. 108, p. 4-16, 2012.

RUIZ-HERRERA, A.; GARCÍA, F.; AZZALIN, C.; GIULOTTO, E.; EGOZCUE, J.; PONSÀ, M.; GARCIA, M. Distribution of intrachromosomal telomeric sequences (ITS) on *Macaca fascicularis* (primates) chromosomes and their implication for chromosome evolution. *Hum. Genet.*, v. 110, p. 578-586, 2002.

RUIZ-HERRERA, A.; NERGADZE, S. G.; SANTAGOSTINO, M.; GIULOTTO, E. Telomeric repeats far from the ends: mechanisms of origin and role in evolution. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 122, p. 219-228, 2008.

SBALQUEIRO, I. J.; MATTEVI M. S.; OLIVEIRA L. F. B.; SOLANO M. J. V. B chromosome system in populations of *Oryzomys flavescens* (Rodentia, Cricetidae) from southern Brazil. *Acta Theriol.*, v. 36, p. 193–199, 1991.

SCACCHETTI, P. C.; PANSONATO-ALVES, J. C.; UTSUNOMIA, R.; OLIVEIRA, C.; FORESTI, F. Karyotypic diversity in four species of the genus *Gymnotus* Linnaeus, 1758 (Teleostei, Gymnotiformes, Gymnotidae): physical mapping of ribosomal genes and telomeric sequences. *Comparative cytogenetics*, v. 5, p. 223-235, 2011.

SCHERTHAN, H.; CREMER, T.; ARNASON, U.; HEINZ-ULRICH, W.; LIMA-DE-FARIA, A.; FRÖNICKE, L. Comparative chromosome painting discloses homologous segments in distantly related mammals. *Nature Genetics*, v. 6, p. 342-347, 1994.

SCHWARZACHER, T.; HESLOP-HARRISON, P. *Practical in situ hybridization*. New York: Springer-Verlag New York Inc., 2000. 203 p.

SEABRIGHT, M. A rapid banding technique for human chromosomes. *Lancet*, v. 2, p. 971-972, 1971.

SILVA, M. J. J. *Estudos cromossômicos e de complexos sinaptonêmicos em roedores brasileiros da Tribo Oryzomyini (Cricetidae, Rodentia)*. 1994. 168 f. Dissertação (Mestrado em Biologia). - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.

SILVA, M. J. J. *Estudos dos processos de diferenciação cariotípica, baseados em citogenética convencional e molecular, em quatro gêneros de roedores brasileiros*. 1999. 141 f. Tese (Doutorado em Biologia/ Genética) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. 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*, v. 127, p. 217-229, 1997.

SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. Heterogeneity and meiotic behaviour of B and sex chromosomes, banding patterns and localization of (TTAGGG)_n sequences by FISH, in the Neotropical water rat *Nectomys* (Rodentia, Cricetidae). *Chromosome Res.*, v. 6, p. 445-462, 1998.

SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. B chromosomes in Brazilian rodents. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 106, p. 257-263. 2004.

SMITH, M. F.; PATTON, J. L. Phylogenetics relationships and the radiation of Sigmodontinae Rodents in South America: evidence from cytochrome b. *J. Mammal. Evol.*, v. 6, p. 89-128, 1999.

STEPPAN, S. J.; ADKINS, R. M.; ANDERSON, J. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systc. Biol.*, v. 53, p. 533-553, 2004.

STITOU, S.; GUARDIA, R. D.; JIMÉNEZ, R.; BURGOS, M. Inactive ribosomal cistrons are spread throughout the B chromosomes of *Rattus rattus* (Rodentia, Muridae). Implications for their origin and evolution. *Chromosome Res.*, v. 8, p. 305-311, 2000.

SUMNER, A. T. A simple technique for demonstrating centromeric heterocromatin. *Exp. Cell Res.*, v. 75, p. 304-306, 1972.

SVARTMAN, M. American marsupials chromosomes: why study them? *Genet. Mol. Biol.*, v. 32, p. 675-687, 2009.

SVARTMAN, M.; ALMEIDA, E. J. C. Sex chromosomes polymorphisms in *Oryzomys* aff. *subflavus* (Cricetidae, Rodentia) from Central Brazil. *Caryologia*, v. 45, p. 313-324, 1992.

SWIER, V. J.; BRADLEY, R. D.; RENS, W.; ELDER, R. J.; BAKER, R. J. Patterns of chromosomal evolution in *Sigmodon*, evidence from whole chromosome paints. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 125, p. 54-66, 2009.

TELENIUS, H.; PELMEAR, A. H.; TUNNACLIFFE, A.; CARTER, N. P.; BEHMEL, A.; FERGUSON-SMITH, M. A.; NORDENSKJÖLD, M.; PFRAGNER, R.; PONDER, B. A. J. Cytogenetic Analysis by Chromosome Painting using DOP-PCR amplified flow-sorted chromosomes. *Genes Chromosomes Canc.*, v. 4, p. 257-263, 1992.

TRIFONOV, V. A.; DEMENTYEVA, P. V.; BEKLEMISHEVA, V. R.; YUDKIN, D. V.; VOROBIEVA, N. V.; GRAPHODATSKY, A. S. Supernumerary Chromosomes, Segmental Duplications, and Evolution. *Russ. J. Genet.*, v. 46, p. 1094-1096, 2010.

VENTURA, K.; O'BRIEN, P. C. M.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; FERGUSON-SMITH, M. A. Chromosome homologies of the highly rearranged karyotypes of four Akodon species (Rodentia, Cricetidae) resolved by reciprocal chromosome painting: the evolution of the lowest diploid number in rodents. *Chromosome Res.*, v. 17, p. 1063-1078, 2009.

VENTURA, K.; SATO-KUWABARA, Y.; FAGUNDES, V.; GEISE, L.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; RODRIGUES, M. T. Phylogeographic structure and karyotypic diversity of the Brazilian Shrew Mouse (*Blarinomys breviceps*, Sigmodontinae) in the Atlantic Forest. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 138, p. 19-30, 2012.

VENTURA, K.; SILVA, M. J. J.; FAGUNDES, V.; PARDINI, R.; YONENAGA-YASSUDA, Y. An undescribed karyotype for *Thaptomys* ($2n=50$) and the mechanism of differentiation from *Thaptomys nigrita* ($2n=52$) evidenced by FISH and Ag-NORs. *Caryologia*, v. 57, p. 89-97, 2004.

VIEGAS-PEQUIGNOT, E.; DUTRILLAUX, B.; MAGDELENAT, H.; COPPEY-MOISAN, M. Mapping of the single-copy DNA sequences on human chromosomes by in situ hybridization with biotinylated probes: Enhancement of detection sensitivity by intensified-fluorescence digital imaging microscopy. *Genetics*, v. 86, p. 582-586, 1989.

VIEIRA, M. Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. *Stud. Neotrop. Fauna E.*, v. 28, p. 7-15, 2003.

VILELA, R. V.; MACHADO, T.; VENTURA, K.; FAGUNDES, K.; SILVA, M. J. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y. The taxonomic status of the endangered thin-spined porcupine, *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818), based on molecular and karyologic data. *BMC Evol. Biol.*, v. 9, p. 1-17, 2009.

VUJOSEVIC, M.; BLAGOJEVIC, J. B chromosomes in populations of mammals. *Cytogenet. Genome Res.*, v. 106, p. 247-256, 2004.

WEKSLER, M. *Revisão sistemática do grupo de espécies nitidas do gênero Oryzomys (Rodentia: Sigmodontinae)*. 1996. 210 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1996.

WEKSLER, M. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Mol. Phylogent. Evol.*, v. 29, p. 331-349, 2003.

WEKSLER, M.; BONVICINO, C. R. 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 Rio de Janeiro*, v. 63, p. 113-130, 2005.

WEKSLER, M.; PERCEQUILLO, A. R. Key to the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozool. Neotrop.*, v. 18, p. 281-292, 2011.

WEKSLER, M.; PERCEQUILLO, A. R.; VOSS, R. S. Ten new genera of Oryzomyine Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, v. 3537, p. 1-29, 2006.

WIENBERG, J.; JAUCH, A.; STANYON, R.; CREMER, T. Molecular Cytotaxonomy of primates by chromosomal *in situ* suppression hybridization. *Genomics*, v. 8, p. 347-350, 1990.

WILEY, J. E.; MEYNE, J.; LITTLE, M. L.; STOUT, J. C. Interstitial hybridization sites of the (TTAGGG)_n telomeric sequence on the chromosomes of some North American hylid frogs. *Cytogenet. Cell Genet.*, v. 61, p. 55-57, 1992.

WOOD, A. E. Are there rodent suborders? *Syst. Zool.*, v. 7, p. 169-173, 1958.

YANG, F.; CARTER, N. P.; SHI, L.; FERGUSON-SMITH, M. A. A comparative study of karyotype of muntjacs by chromosome painting. *Chromosoma.*, v. 103, p. 642-652, 1995.

YANG, F.; GRAPHODATSKY, A. S. Animal probes and ZOO-FISH. In: LIEHR, T. (Ed.). *Fluorescence in situ hybridization (FISH) – Application Guide*. Berlin: Springer-Verlag Heidelberg. 2009. Cap. 29, p. 323-347.

YANG, F.; TRIFONOV, V.; NG, B. L.; KOSYAKOVA, N.; CARTER, N. P. Generation of paint probes by flow-sorted and microdissected chromosomes. In: LIEHR, T. (Ed.). *Fluorescence In Situ Hybridization (FISH) – Application Guide*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2009. p. 35-52.

YONENAGA, Y. *Polimorfismos cromossômicos em roedores brasileiros*. 1972. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1972.

YONENAGA-YASSUDA, Y.; SOUZA, M. J.; KASAHARA, S.; L'ABBATE, M.; CHU, H. T. Supernumerary system in *Proechimys iheringi iheringi* (Rodentia, Echimyidae), from the state of São Paulo, Brazil. *Caryologia*, v. 38, p. 179-194, 1985.

ZAKIAN, V. A. Telomeres: beginning to understand the end. *Science*, v. 270, p. 1601-1606, 1995.