

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CAMPUS SOROCABA**

CAROLINE DE BIANCHI TOCCHET

**ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DE PEQUENOS MAMÍFEROS
(DIDELPHIMORPHIA, RODENTIA): UMA ABORDAGEM
BIOGEOGRÁFICA DO CERRADO**

Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação

Sorocaba, 2013

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CAMPUS SOROCABA**

CAROLINE DE BIANCHI TOCCHET

**ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DE PEQUENOS MAMÍFEROS
(DIDELPHIMORPHIA, RODENTIA): UMA ABORDAGEM
BIOGEOGRÁFICA DO CERRADO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Conservação.

Orientação: Prof^ª. Dr^ª. Ana Paula Carmignotto

Co-orientação: Prof^ª. Dr^ª. Ingrid Koch

SOROCABA

2013

FOLHA DE APROVAÇÃO

CAROLINE DE BIANCHI TOCCHET

**ANÁLISE DA DISTRIBUIÇÃO DE PEQUENOS MAMÍFEROS
(DIDELPHIMORPHIA, RODENTIA): UMA ABORDAGEM
BIOGEOGRÁFICA DO CERRADO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Conservação.

Sorocaba, 22 de novembro de 2013.

Orientador(a): Ana Paula Carmignotto
UFSCar – Sorocaba

Examinador 1: Prof. Dr. Adriano Pereira Paglia
UFMG – Belo Horizonte

Examinador 2: Prof. Dr. Cristiano de Campos Nogueira
MZUSP– São Paulo

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação e à UFSCar pela oportunidade.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pelo apoio financeiro.

Agradeço à Deus pela saúde que me mantém em pé, pela força que me faz sempre seguir em frente e pelo Seu amor que é minha razão de viver.

À minha família pelo carinho e apoio em cada uma das minhas decisões. Por cada momento em que se esforçaram para compreender o meu trabalho, não com o intuito de me ajudar academicamente, mas pelo simples fato de me fazer desabafar sobre os problemas e compartilhar os sucessos.

À minha nova família pelo acolhimento doce e sincero.

Ao meu amigo, namorado e futuro esposo, Mateus, por cada minuto de amor e dedicação, por me fazer persistir mesmo diante das maiores dificuldades.

Aos meus amigos pelos momentos de relaxamento.

Aos companheiros do LaSisMa pela paciência, raiva, risadas, surtos e tantos outros sentimentos bem diversos compartilhados, em especial Puera e Naná.

Às minhas orientadoras, Paula e Ingrid, pelos conselhos, opiniões convergentes e divergentes, por me ajudar nessa caminhada e também por me permitirem caminhar sozinha.

RESUMO

O bioma Cerrado localiza-se no planalto do Brasil Central e ocupa uma área de 2.036.448 km²; tem seu clima marcado pela sazonalidade e é constituído por um mosaico de diferentes fitofisionomias, um dos fatores que mais contribui para que seja a savana com maior riqueza de espécies do mundo. Por ser um bioma com alto nível de diversidade e estar dentre os mais ameaçados do planeta, é considerado um dos 20 *hotspots* mundiais. Apesar disto, pouco se conhece a respeito do Cerrado, em especial sobre sua história, incluindo sua origem e distribuição ao longo do tempo, fatores muito importantes para a compreensão da atual diversidade presente no bioma. Este projeto tem como objetivos determinar áreas historicamente estáveis no Cerrado a partir de modelos de distribuição potencial de 14 espécies de marsupiais e pequenos roedores para cenários passados e atuais, relacionar as áreas detectadas com aquelas que atualmente possuem maior concentração de espécies endêmicas, e comparar os padrões levantados em relação a hipóteses biogeográficas já propostas para outros organismos que habitam o Cerrado, além de sugerir áreas prioritárias para inventário. Para produzir os mapas de distribuição potencial foram utilizadas bases digitalizadas disponibilizadas pela WWF e pelo IBGE e o software SIG ARCMAP 10.1. Para a modelagem foi utilizado o algoritmo de máxima entropia (MAXENT). As variáveis climáticas foram obtidas a partir da base de dados do WORLDCLIM 1.4 e do PALEOCLIMATE MODELING INTERCOMPARISON PROJECT (PMIP) e a área considerada para gerar os modelos foi aquela que incluiu as formações abertas da América do Sul, conhecida como ‘Diagonal Seca’, com resolução das camadas ambientais de 2.5’ (ca. 5 km²). Para verificar o desempenho dos modelos produzidos foi utilizada a análise da área sob a curva (*area under the curve*, AUC) ROC (Receiver Operating Characteristic). Todos os modelos gerados apresentaram alto valor de AUC. A hipótese de que durante os períodos glaciais, como o Último Máximo Glacial (*Last Glacial Maximum* – LGM), as formações abertas teriam se expandido e as áreas florestadas se retraído, e durante os períodos interglaciais, como o Último Inter-glacial (*Last Interglacial* – LIG), o oposto teria acontecido, isto é, expansão das formações florestais e retração das áreas abertas, foi corroborada por 20 dos 28 modelos propostos. As áreas historicamente estáveis geradas pelos modelos das 14 espécies incluem o Planalto dos Parecis e a Chapada dos Guimarães (MT), o Planalto Central brasileiro (GO e DF), o oeste de Minas Gerais, na região leste do Triângulo Mineiro, a Serra do Espinhaço (MG) e a Chapada Diamantina (BA). Essas áreas aqui identificadas condizem com áreas historicamente estáveis e/ou áreas de concentração de endemismos anteriormente

propostas para outros táxons como aves, répteis Squamata, anuros, lepidópteros e plantas. Os modelos também apontaram estas áreas como áreas de lacunas de amostragem, representando regiões a serem melhor investigadas em campo quanto à sua fauna e possível fonte de material para estudos futuros de filogenia e filogeografia. Além disso, são importantes para conservação, tendo em vista sua estabilidade climática, representando possíveis áreas alvo de criação, ampliação e manutenção de Unidades de Conservação.

Palavras-chave: Áreas historicamente estáveis, endemismos, modelagem de nicho, MAXENT, biomas abertos, América do Sul.

ABSTRACT

The Cerrado biome is located in Central Brazil Plateau occupying 2,036.448 km². Its weather is characterized by seasonality and the landscape by a vegetation mosaic. Those factors contribute for Cerrado to be known as the richest savanna in the world. It is considered one of the 20 World Hotspots, because of its high level of diversity and threat. The Cerrado is still poorly known, especially in relation to its history, origin and distribution through time, which are important factors to comprehend its recent diversity. This project aims to determine the historically stable areas within Cerrado by modelling 14 marsupial and small rodent species potential distribution for past and present scenarios, to relate the detected areas with endemism levels, to compare the identified patterns with known biogeography hypothesis of other Cerrado organism groups, and to suggest priority areas for inventory. To generate the potential distribution maps I used the digital bases available by WWF and IBGE and the SIG ARCMAP 10.1 software. The potential distribution modelling was implemented by maximum-entropy algorithm (MAXENT), using WORLDCLIM 1.4 and PALEOCLIMATE MODELING INTERCOMPARISON PROJECT (PMIP) climate variables data. The open vegetation biomes of South America were the base area for modelling, with 2.5' layers resolution (ca. 5 km²). To statistically evaluate model performance, I used the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic (ROC) plot. All models presented high AUC values. The hypothesis that during the Last Glacial Maximum (LGM) the open formations expanded and the forest ones retracted, while the open formations retracted and forests expanded during the Last Interglacial (LIG) were supported by 20 of the 28 proposed models. The historically stable areas include the Parecis, Chapada dos Guimarães, Chapada Diamantina and Central Brazil Plateaus, the western Minas Gerais and the Espinhaço range. Those areas agree to other historically stable areas and/or endemism areas already proposed for other taxa, such as birds, squamate reptiles, anuran, lepdoptera and plants. They also reflect lack of inventory data. So, the fauna of those areas should be better investigated and its material used in future phylogenetic and phylogeographic studies. Conservation should also be considered in the light of their climatic stability, resulting in the possible creation, increasing or maintaining of Conservation Units.

Key-words: Historically stable areas, endemism, niche modelling, MAXENT, open biome, South America.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	10
As formações abertas da América do Sul: um enfoque na história do Cerrado	10
Pequenos mamíferos não voadores	14
OBJETIVOS	16
METODOLOGIA	17
Área de estudo	17
Base de dados	18
Modelagem	19
RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
Distribuição geográfica real e potencial das 14 espécies de pequenos mamíferos selecionadas como representativas do bioma Cerrado	23
<i>Monodelphis kunsii</i>	23
<i>Thylamys karimii</i>	24
<i>Thylamys velutinus</i>	25
<i>Kunsia tomentosus</i>	26
<i>Oxymycterus delator</i>	27
<i>Thalpomys cerradensis</i>	27
<i>Thalpomys lasiotis</i>	28
<i>Cerradomys marinhos</i>	29
<i>Cerradomys scotti</i>	30
<i>Oligoryzomys moojeni</i>	30
<i>Calomys tocantinsi</i>	31
<i>Carterodon sulcidens</i>	32
<i>Clyomys laticeps</i>	33
<i>Thrichomys pachyurus</i>	34

Áreas historicamente estáveis	35
CONCLUSÕES	38
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

INTRODUÇÃO

As formações abertas da América do Sul: um enfoque na história do Cerrado

Localizada a leste dos Andes encontra-se a porção tropical/subtropical da América do Sul, a qual é composta por extensos biomas caracterizados por distintas formações vegetacionais. Dentre estas, encontram-se florestas tropicais úmidas e formações abertas tropicais estacionais secas (RIZZINI, 1997). Representando as primeiras, tem-se a Floresta Amazônica ao norte da América do Sul, e a Floresta Atlântica próxima à costa; e representando as segundas, têm-se, entre essas duas florestas úmidas, as formações abertas da América do Sul. Denominadas ‘diagonal de formações abertas’ ou ‘diagonal de áreas secas’, elas se estendem do nordeste do Brasil ao noroeste da Argentina, incluindo as províncias biogeográficas da Caatinga, Cerrado e Chaco (PENNINGTON *et al.*, 2006).

As formações abertas ocorrem sob uma ampla variação de condições ambientais, incluindo grandes amplitudes climáticas, latitudinais e altitudinais (PENNINGTON *et al.*, 2006). Todas elas sofrem períodos sazonais de seca, possuem flora e fauna adaptadas a tais condições climáticas e, até recentemente, recebiam menos atenção científica que as florestas tropicais úmidas (FURLEY & METCALFE, 2007; MOONEY *et al.*, 1995).

A fauna de pequenos mamíferos das formações abertas foi, por muito tempo, considerada, de maneira infundada, como uma parcela empobrecida derivada das florestas tropicais. Atualmente, é sabido que essas formações abertas possuem uma fauna rica de mamíferos com um significativo componente endêmico, que pertence em sua maioria a linhagens de formações abertas, sendo tão importantes quanto àqueles que habitam áreas florestais para a compreensão da evolução da paisagem da América do Sul (CARMIGNOTTO *et al.*, 2012).

Dentro desse contexto da diagonal de formações abertas da América do Sul, encontra-se o Cerrado, que abrange mais de 10.000 espécies de plantas, 837 espécies de aves, 135 gêneros e pelo menos 251 espécies de mamíferos; apenas no Distrito Federal há 90 espécies de cupins, 1.000 espécies de borboletas e 500 espécies de abelhas e vespas (IBAMA, 2009). Entre as plantas vasculares, estima-se que 4.400 espécies sejam endêmicas (OLIVEIRA &

MARQUIS, 2002). Quanto à herpetofauna, 45% das espécies de lagartos, 30% das espécies de serpentes e 60% das espécies de anfíbios são endêmicas (NOGUEIRA *et al.*, 2010). É a formação savânica de maior riqueza de espécies no mundo (OLIVEIRA & MARQUIS, 2002).

Por ser um bioma com tão alto nível de biodiversidade e estar dentre os mais ameaçados do planeta (KLINK & MACHADO, 2005; SILVA & BATES, 2002), tendo perdido 55% de sua cobertura vegetal original até 2002 (MACHADO *et al.*, 2004), o Cerrado é considerado um dos *Hotspots* mundiais (MYERS *et al.*, 2000). O maior motivo dessa perda de cobertura vegetal deve-se à intensa ação antrópica, principalmente relacionada às atividades agrícolas e pecuárias, que transformaram o Cerrado no ‘celeiro do Brasil’. Myers *et al.* (2000) estimaram que 80% do Cerrado já sofreu algum tipo de alteração antrópica. Quanto às atividades agrícolas, o nosso país é o segundo maior produtor de soja do mundo e essa monocultura, já em 2002, ocupava uma área de 16 milhões de hectares, sendo que grande parte dessa produção contribuiu para o desmatamento do Cerrado (MACHADO *et al.*, 2004). A importância do Cerrado e de sua conservação já é conhecida (KLINK & MACHADO, 2005), todavia ainda há muito a ser desvendado a respeito desse bioma. Uma das questões ainda pouco estudadas diz respeito à sua origem.

Existem hipóteses que remetem a origem do Cerrado ao Cretáceo inferior (100 – 140 m.a.a.) (RATTER *et al.*, 1997), sugerindo que as linhagens de plantas do Cerrado são possíveis precursoras das adjacentes florestas Amazônica e Atlântica. Entretanto, dados palinológicos indicam que este bioma teria tido início há apenas 32 mil anos atrás, na região do Planalto Central do Brasil (LEDRU, 2002). Simon *et al.* (2009) acreditam, por outro lado, que a origem do bioma coincide com o aumento da dominância das inflamáveis gramíneas C4 e que o fogo teria papel importantíssimo na diversificação dos grupos vegetais característicos desse bioma. Além disso, estes pesquisadores acreditam que a formação do Cerrado ocorreu *in situ* através de frequentes e recentes adaptações florísticas de resistência ao fogo, e não através da dispersão de plantas já bem adaptadas. De acordo com Simon *et al.* (2009), as linhagens de plantas características do Cerrado teriam iniciado sua diversificação há menos de 10 milhões de anos (durante o Mioceno), tendo a maioria das espécies se diversificado há menos de 4 milhões de anos atrás (durante o Plioceno).

O conhecimento da história, incluindo a origem do bioma e sua distribuição ao longo do tempo, são fatores importantes que auxiliam a compreensão da atual biodiversidade presente no Cerrado (NOGUEIRA *et al.*, 2011; WERNECK, 2011). Outra maneira de

compreendermos a evolução do bioma e de suas espécies é através do levantamento de padrões biogeográficos, os quais podem ser representados por distribuições simpátricas, parapátricas ou alopátricas, ocasionadas por eventos vicariantes ou de dispersão, originados, principalmente, a partir de modificações na paisagem e/ou no clima da região ao longo do tempo (BROWN & LOMOLINO, 2006). Áreas com concentração de endemismos representam estes eventos históricos, auxiliando a compreensão dessa história. Para o Cerrado, as formações abertas são importantes historicamente, pois contribuem com mais de 50% da riqueza de espécies de pequenos mamíferos e pelo menos 98% dos endêmicos neste bioma (CARMIGNOTTO, 2005). Além disso, há espécies vicariantes no Cerrado, apontando processos de diversificação no interior do bioma, como recentemente observado para os mamíferos e répteis Squamata (NOGUEIRA *et al.*, 2011; CARMIGNOTTO *et al.*, 2012).

Werneck (2011) fez uma compilação sobre as hipóteses biogeográficas das formações abertas da América do Sul. Para o Cerrado há proposições que levam em consideração a importância da geomorfologia do bioma, que seria responsável pelo complexo mosaico da paisagem, levando ao aumento e manutenção da diversidade, apesar da simplicidade vertical do Cerrado (COLLI *et al.*, 2002); outras evidenciam diferenças nos componentes de platôs e vales, associando os grupos de espécies de platôs a idades de diversificação mais antigas, maior estrutura genealógica e elevados níveis de diversidade genética, quando comparados aos vales, que representam cenários de expansão recente (EXCOFFIER, 2004); além disso, a autora cita as áreas de endemismos propostas para diferentes grupos taxonômicos como: para as aves, a Cadeia do Espinhaço, o Planalto Central de Goiás, o Vale do Rio Araguaia e o Vale do Rio Paranã (SILVA, 1997; SILVA & BATES, 2002); para os répteis Squamata, os cerrados do estado de São Paulo, a depressão de Miranda, o Platô Huanchaca, a Chapada dos Parecis, a Serra das Araras e a região de Cáceres, a Chapada dos Guimarães, a depressão do Tocantins, o Jalapão e a Serra Geral, a alta bacia do Tocantins e a Cadeia do Espinhaço (NOGUEIRA *et al.*, 2011); para os anuros, a Cadeia do Espinhaço (VALDUJO, 2011); para lepidópteros indentifica-se a região do Araguaia como centro de endemismo (BROWN & GIFFORD, 2002); e para plantas leguminosas do gênero *Mimosa*, áreas de elevadas altitudes, como a Chapada dos Veadeiros, a Cadeia do Espinhaço, o Distrito Federal e a Chapada dos Guimarães (SIMON & PROENÇA, 2000).

Um dos fatos conhecidos a respeito da história do Cerrado é que ao longo do tempo sua área de ocorrência e sua fitofisionomia se modificaram de acordo com variações climáticas, sendo que em períodos mais frios e secos sua área total teria se expandido e em

períodos mais quentes e úmidos as formações abertas teriam se retraído, dando espaço às florestas (LEDRU, 2002, OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002; WERNECK, 2011). Inclusive, modelos já foram propostos para representar estas mudanças ao longo do Pleistoceno e Holoceno (VIVO & CARMIGNOTTO, 2004; BONACORSO *et al.*, 2006). Contudo, mesmo quando um bioma passa por constantes expansões e retrações, como seria esperado para o final do Quaternário, determinadas regiões devem permanecer estáveis, ou seja, sem grandes modificações em suas áreas e formações vegetacionais (HAFFER, 1969). Essas áreas atualmente são denominadas áreas historicamente estáveis.

O conceito de áreas historicamente estáveis já vem sendo discutido há algum tempo, estando inserido na hipótese dos refúgios. Haffer (1969) detectou padrões de distribuição em espécies de aves que poderiam ser explicados por mudanças climáticas suficientemente amplas para provocar retrações e expansões de florestas no espaço total da Amazônia, gerando fragmentos isolados que teriam servido de refúgio para as espécies “florestais” durante o Terciário e Quaternário e, conseqüentemente, influenciado a especiação destas linhagens ao longo do tempo. Segundo Carnaval e Moritz (2008) esperam-se encontrar evidências de alto endemismo de espécies e maior diversidade genética em áreas de estabilidade (zonas de refúgio) e menor diversidade, endemismo e assinaturas moleculares de expansão recente em regiões instáveis, recentemente colonizadas (áreas de não-refúgio).

Alguns biomas já tiveram suas áreas estáveis estudadas, como é o caso da Mata Atlântica (*e.g.* CARNAVAL & MORITZ, 2008; CARNAVAL *et al.*, 2009; THOMÉ *et al.*, 2010) e da Amazônia (*e.g.* ALEIXO & ROSSETTI, 2007; RIBAS *et al.*, 2012). No primeiro caso foram utilizados modelos paleoclimáticos em região de Mata Atlântica para, a partir da comparação com dados de pólen e de diversidade específica, genética e de endemismos de fauna e flora, verificar se áreas previstas como estáveis poderiam indicar a presença de refúgios históricos durante o Quaternário. Já no segundo caso, estudos filogeográficos com aves mostraram que áreas mais antigas e estáveis da Amazônia funcionaram como “geradoras” de espécies, enquanto que áreas mais dinâmicas, em sua maioria, abrigaram como parte de sua diversidade, espécies originadas em áreas adjacentes ao bioma.

Especificamente para o cerrado, Werneck *et al.* (2012) investigaram a distribuição histórica do bioma durante as flutuações climáticas do Quaternário. A partir de 1.000 pontos aleatórios distribuídos por todo bioma, os autores modelaram, utilizando o programa Maxent, a distribuição potencial do Cerrado em quatro períodos: presente, Holoceno médio (6.000

AAP), Último Glacial Máximo (LGM - 21.000 AAP) e Último Interglacial (LIG - 120.000 AAP). Obtiveram como resultados a menor distribuição do Cerrado durante o LGM e a maior distribuição durante o LIG, além de uma grande área de estabilidade na região central do bioma.

Pequenos mamíferos não voadores

A fauna de pequenos mamíferos não voadores é composta pelos marsupiais (Ordem Didelphimorphia, Família Didelphidae) e pequenos roedores de até 3 kg, que são capturados pelas armadilhas convencionais de captura (Ordem Rodentia, Famílias Cricetidae, Caviidae, Ctenomyidae e Echymyidae), sendo 64 gêneros e 212 espécies de pequenos roedores com ocorrência no Brasil, e 16 gêneros e 55 espécies de marsupiais. Para o Cerrado, é conhecida a ocorrência de 97 espécies de pequenos mamíferos terrestres, sendo 19 roedores e três marsupiais endêmicos (PAGLIA *et al.*, 2012). Apresentando grande número de espécies, os pequenos mamíferos terrestres são um grupo bem representativo (38%) na fauna de mamíferos do Brasil. Além disso, a maioria das espécies é bastante seletiva quanto ao tipo de hábitat que ocupa e, conseqüentemente, quanto à fitofisionomia a qual está associada; que no caso do Cerrado é um fator muito importante devido ao mosaico de fitofisionomias do qual é formado (*e.g.* CARMIGNOTTO & AIRES, 2011). São ainda, espécies que se substituem no espaço (CARMIGNOTTO *et al.*, 2012), indicando padrões biogeográficos diversos (*e.g.* ALMEIDA *et al.*, 2007; FARIA *et al.*, 2013; NASCIMENTO *et al.*, 2013), sendo utilizados para caracterização de áreas e como indicadores da qualidade da paisagem e de seu estado de preservação (*e.g.* PARDINI & UMETSU, 2006). Sua riqueza e composição estão diretamente relacionadas à complexidade da vegetação (*e.g.* GRELE, 2003).

Devido a essas características, esse grupo da mastofauna é muito utilizado em inventários e monitoramentos ambientais. Estudos como esses geram uma grande base de dados e de espécimes depositados em coleções científicas, que servem como subsídio para trabalhos de outras áreas, como a taxonomia (*e.g.* CARMIGNOTTO & MONFORT, 2006), a sistemática (*e.g.* PERCEQUILLO *et al.*, 2011) e a biogeografia (*e.g.* CARMIGNOTTO *et al.*, 2012), como é o caso do presente estudo.

A idade de diversificação destes grupos na América do Sul, principalmente dos gêneros endêmicos aos diferentes biomas, é importante para a compreensão da história

biogeográfica dos mamíferos na região Neotropical. Os roedores sigmodontíneos apresentam várias linhagens com gêneros endêmicos às formações abertas; a diversificação dos clados que agrupam alguns desses gêneros teriam precedido os eventos pleistocênicos, sendo estimada entre 5 a 9 milhões AAP (ENGEL *et al.*, 1998) ou 10 a 14 milhões AAP (SMITH & PATTON, 1999), durante o Mioceno médio e superior. Os roedores histricognatos também apresentam gêneros endêmicos de formações abertas, sendo que a diversificação desses clados varia do Mioceno médio e superior até o Pleistoceno inferior (LESSA & COOK, 1998; GALEWSKI *et al.*, 2005). Quanto aos marsupiais, a diversificação de seus gêneros teria ocorrido durante o Mioceno médio (15 milhões AAP) (PATTON *et al.*, 1996; FARIA *et al.*, 2013), tendo sido mais recente que sete milhões AAP (Mioceno superior) a diversificação de espécies endêmicas do Cerrado (FARIA *et al.*, 2013).

Estudos recentes de filogeografia também têm contribuído para a compreensão da evolução deste grupo e dos habitats em que vivem, como o estudo de Almeida e colaboradores (2007) que determinaram a área *core* do Cerrado como o centro da dinâmica de especiação dos roedores sigmodontíneos do gênero *Calomys*, o qual é estreitamente associado às formações abertas, ocorrendo desde os Llanos da Venezuela até o Chaco na Argentina (MUSSER & CARLETON, 2005). Nascimento *et al.* (2013) identificaram o curso médio do rio São Francisco e suas paleodunas como uma área de refúgio seco para espécies que habitam vegetações abertas, sendo essa região o provável centro de diversificação do gênero de roedor equimídeo *Thrichomys*, que também é associado às formações abertas, ocorrendo na Caatinga, Cerrado, Pantanal e Chaco. O atual padrão de distribuição observado para esse gênero teria sido consequência de mudanças climáticas durante o Quaternário, que geraram períodos áridos, alterando a drenagem na porção central do rio. Já no caso da espécie *Gracilinanus agilis*, que habita florestas sazonais na Caatinga e no Cerrado, o atual e o paleocurso do rio São Francisco, assim como a Serra Geral de Goiás teriam funcionado como barreiras geográficas, tendo papel em sua diversificação populacional (FARIA *et al.*, 2013).

Além destas abordagens filogenéticas e filogeográficas, recentemente, modelos de distribuição potencial também têm sido amplamente utilizados como instrumento para compreensão de padrões biogeográficos. A modelagem de nicho ecológico baseada em pontos de ocorrência geográfica e em dados climáticos tem diversas aplicações, dentre elas, prever alterações nas distribuições de espécies devido a mudanças climáticas (*e.g.* MARINI *et al.*, 2009), determinar a área de distribuição para espécies raras (*e.g.* SIQUEIRA *et al.*, 2008; MARINI *et al.*, 2010), auxiliar a escolha de áreas para conservação (*e.g.* ORTEGA-HUERTA

& PETERSON, 2004; FERREIRA, 2011) e prever invasões biológicas (*e.g.* PETERSON & VIEGLAIS, 2001). Os modelos podem ser aplicados para compreensão da distribuição geográfica de táxons e de seus históricos de diversificação e ocupação (*e.g.* NASCIMENTO *et al.*, 2013), além disso, também podem ser utilizados para conhecer a história biogeográfica de habitats e biomas (*e.g.* CARNAVAL & MORITZ, 2008; WERNECK *et al.*, 2012), estando neste contexto inserido o presente trabalho.

Tendo em vista que a fauna de pequenos mamíferos do Cerrado apresenta elevada riqueza, diversificação e endemismo, e dado o pequeno número de trabalhos a respeito dos padrões biogeográficos relacionados às formações abertas neotropicais, optamos por utilizar a abordagem de modelos de distribuição potencial para espécies representativas do bioma, com a finalidade de detectar as áreas historicamente estáveis no Cerrado para este grupo de mamíferos, no sentido de contribuir para a compreensão do histórico de ocupação e diversificação desta fauna no Cerrado ao longo do tempo.

OBJETIVOS

Gerar modelos de distribuição geográfica potencial para um cenário climático atual e de projeções para cenários climáticos passados (21.000 e 132.000 anos antes do presente - AAP) para 14 espécies endêmicas ou que apresentam sua maior área de distribuição no interior do Cerrado, representando três grupos de mamíferos com histórico distinto de ocupação e diversificação na América do Sul: os marsupiais, roedores histricognatos e roedores sigmodontíneos e determinar, a partir desses modelos, as áreas historicamente estáveis do Cerrado. Posteriormente, relacionar essas áreas detectadas com aquelas que possuem concentração de endemismos atualmente e comparar os padrões levantados em relação a hipóteses biogeográficas já propostas para outros organismos que habitam o Cerrado.

METODOLOGIA

Área de estudo

O Cerrado é o bioma savânico brasileiro e possui uma área de 2.036.448 km². Localizado no Planalto do Brasil Central ele ocupa a totalidade do Distrito Federal e parte dos territórios – em ordem decrescente – de Goiás, Tocantins, Maranhão, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Mato Grosso, Piauí, São Paulo, Bahia, Paraná e Rondônia (RIBEIRO & WALTER, 1998). Faz fronteira com outros biomas como a Amazônia ao norte, a Caatinga a leste, o Pantanal a oeste e a Mata Atlântica ao sul e sudeste (DINERSTEIN *et al.*, 1995). Esse bioma tem seu clima marcado pela sazonalidade, sendo que a estação seca vai de maio a setembro e recebe apenas 10% da precipitação média anual que varia em torno de 800 a 2000 mm, com pluviosidade média mensal de zero a 50 mm (DIAS, 1992), e a estação chuvosa se estende de outubro a abril, abrangendo 90% da precipitação média anual. A amplitude altimétrica varia do nível do mar até 1.800 metros, o que propicia grande diversificação térmica, sendo que a temperatura média anual é de 22°C na porção sul, onde a média do mês mais frio é superior a 18°C; e 27°C na porção norte, onde a média do mês mais quente é superior a 23°C (RIBEIRO & WALTER, 1998). A maior parte do bioma encontra-se no Planalto do Brasil Central (1.000 a 1.300 m de altitude), sendo os latossolos (vermelho e amarelo) e as areias, os tipos predominantes de solo (LOPES, 1984). Estes são caracterizados pela pequena quantidade de matéria orgânica e de minerais, como cálcio, magnésio, fósforo e potássio, e pela grande concentração de alumínio e ferro, sendo profundos e bem drenados (FURLEY & RATTER, 1988).

O Cerrado é constituído de um mosaico heterogêneo de fitofisionomias, variando de formações de campo aberto a formações florestais, formando um gradiente de altura-densidade (EITEN, 1972, 1982). Entretanto, a classificação dos tipos vegetacionais que compõem o Cerrado tem se modificado e variado no decorrer dos anos e com as diferentes abordagens dos autores. Uma das mais abrangentes foi proposta por Walter (2006) e compreende as seguintes formações vegetacionais: mata ciliar, mata de galeria, floresta de vale, mata seca, floresta de encosta, cerradão, cerrado sentido amplo, cerrado sentido restrito, palmeiral, vereda, brejo, carrasco, campo sujo, campo limpo e campo rupestre.

Base de dados

Os registros das espécies foram, em sua maioria, obtidos de Carmignotto (2005) e de Brandão (2012). Dados secundários de literatura, referentes a publicações que possuem material testemunho depositado em coleções científicas, foram também utilizados a fim de atualizar e ampliar estas bases de dados, como: BEZERRA *et al.*, 2007; BEZERRA *et al.*, 2011; BONVICINO *et al.*, 2010; CARMIGNOTTO & AIRES, 2011; CARMIGNOTTO & MONFORT, 2006; CARVALHO *et al.*, 2009; FAGUNDES, 2000; GIARLA *et al.*, 2010; HOFFMANN *et al.*, 2002; MIRANDA *et al.*, 2009; NASCIMENTO *et al.*, 2013; PERCEQUILLO *et al.*, 2008; PEREIRA & GEISE, 2009; de la SANCHA, *et al.*, 2007; SANTOS FILHO *et al.*, 2001; TROTT *et al.*, 2007; VARGAS *et al.*, 2003; WEKSLER & BONVICINO, 2005.

Carmignotto (2005) classificou os pequenos mamíferos que ocorrem no Cerrado quanto ao tipo de distribuição: a – espécies endêmicas com ampla distribuição; b – espécies endêmicas com distribuição restrita; c – espécies que apresentam grande parte da distribuição no Cerrado, mas ocorrem marginalmente em biomas adjacentes; d – espécies características de outros biomas, que ocorrem marginalmente ou pontualmente no Cerrado; e – espécies amplamente distribuídas em outros biomas e que ocorrem no Cerrado. A seleção das espécies foco desse estudo foi feita com base nessa classificação, incluindo espécies com os padrões de distribuição ‘a’, ‘b’ e ‘c’, as quais se encontram listadas na tabela 1, bem como uma justificativa sobre a inclusão ou exclusão de cada espécie no presente estudo, dado à aquisição de novos registros, em especial fora do bioma Cerrado. As espécies *Thylamys karimii*, *Oxymycterus delator* e *Clyomys laticeps* foram enquadradas no tipo de distribuição ‘e’ contudo, foram incluídas no presente estudo tendo em vista que possuem poucos pontos fora do Cerrado (16%, 4% e 15%, respectivamente).

Foram selecionadas, portanto, espécies que possuem alguma relação de endemismo ou representatividade no bioma, resultando em espécies que ocorrem preferencialmente em ambientes abertos (palmeiral, vereda, brejo, cerrado sentido amplo, cerrado sentido restrito, carrasco, campo sujo, campo limpo e campo rupestre), tendo em vista que, à exceção de *Monodelphis umbistriata*, *Euryoryzomys lamia* e *Oxymycterus roberti*, não há outras espécies de ambientes florestais (mata seca, mata ciliar, mata de galeria, floresta de vale, floresta de encosta e cerradão) endêmicas do Cerrado.

A seleção resultou em 14 espécies de pequenos mamíferos terrestres como representativas do bioma Cerrado. Entre elas, três marsupiais (*Monodelphis kunsii*, *Thylamys karimii* e *Thylamys velutinus*), oito roedores sigmodontíneos (*Calomys tocantinsi*, *Cerradomys marinhui*, *Cerradomys scotti*, *Kunsia tomentosus*, *Oligoryzomys moojeni*, *Oxymycterus delator*, *Thalpomys cerradensis* e *Thalpomys lasiotis*) e três roedores histrocognatos (*Carterodon sulcidens*, *Clyomys laticeps* e *Thrichomys pachyurus*) (Fig. 1).

A classificação e categorias taxonômicas aqui utilizadas seguem Voss & Jansa (2009) para os marsupiais, D'Elia *et al.* (2007) para as tribos de sigmodontíneos e Emmons (2005) para os histrocognatos.

Modelagem

Também foram considerados os números de registros de ocorrência para cada espécie como um critério de escolha, uma vez que estes foram utilizados para gerar os modelos de distribuição potencial, combinados às variáveis ambientais. Quanto ao número mínimo de registros por espécie não existe ainda em literatura um número limite indicado para embasar modelos de distribuição potencial. Existem recomendações de 10 ou 20 pontos no mínimo, mas com base em outras metodologias e diferentes algoritmos (PEARSON *et al.*, 2007; MARINI *et al.*, 2010). Segundo Pearson *et al.* (2007) modelos baseados em registros escassos devem ser interpretados com cuidado e seria inapropriado interpretá-los como os limites da distribuição de uma espécie. Contudo, esses dados podem fornecer valiosas informações biogeográficas, identificando regiões com condições ambientais semelhantes onde a espécie em questão poderia manter populações ao longo do tempo. Portanto, após alguns testes com espécies que possuem poucos registros, foram escolhidas apenas aquelas que possuíssem cinco ou mais pontos de ocorrência, tendo em vista que modelos gerados com menos pontos acabaram ficando restritos às suas localidades já conhecidas.

Para a modelagem da distribuição das espécies foi utilizado o algoritmo de máxima entropia implementado no programa MAXENT 3.3.2 (PHILLIPS & DUDÍK, 2008), que tem superado alguns métodos de modelagem também baseados apenas em registros de presença de espécies em testes de desempenho (ELITH *et al.*, 2006; PHILLIPS *et al.*, 2006). Quando o *software* MAXENT é aplicado para a modelagem da distribuição das espécies, ele estima a distribuição das probabilidades de ocorrência, obtendo a distribuição de probabilidade de máxima entropia, sujeita a um conjunto de restrições que representam a nossa informação incompleta sobre a distribuição da espécie. Os *pixels* (ou células) da área de estudo compõem,

então, o espaço no qual a distribuição de probabilidade de máxima entropia é definida; os *pixels* com registros conhecidos de ocorrência das espécies constituem os pontos de amostragem, e os recursos são as variáveis climáticas. As restrições se baseiam no valor esperado de cada recurso, que deve corresponder à sua média empírica (valor médio para um conjunto de pontos da amostra a partir da distribuição do grupo alvo) (PHILLIPS *et al.*, 2006). O programa fornece as curvas de resposta frente a cada variável ambiental e estima a importância de cada uma para o modelo de distribuição gerado (PANDO & GILES, 2007).

As variáveis climáticas utilizadas foram obtidas a partir da base de dados do WORLDCLIM 1.4 (HIJMANS *et al.*, 2005) e pertencem a um grupo de variáveis climáticas derivadas de valores de temperatura e precipitação mensais. Para a escolha das variáveis foram selecionados cinco mil pontos aleatórios entre as longitudes de 82° a 33°W, e as latitudes de 56°S a 12°N (dentro dos limites da América do Sul). Foram excluídos os pontos localizados nos oceanos, resultando num total de 2.366 pontos dos quais foram extraídos os valores correspondentes a cada uma das 19 variáveis climáticas da base de dados supracitada. A partir desses valores foi feita uma matriz de correlação entre as variáveis, e a partir desta matriz foram excluídas, uma a uma, aquelas que possuíam valores estatisticamente significativos de correlação (Tabela 2). Após esta análise, seis variáveis foram selecionadas para gerar os modelos: média do intervalo de temperatura diurno (bio2), sazonalidade na temperatura (bio4), máxima temperatura do mês mais quente (bio5), precipitação no mês mais úmido (bio13), precipitação no mês mais seco (bio14), sazonalidade na precipitação (bio15).

Para estabelecer a área a partir da qual os modelos seriam gerados considerou-se que a área de distribuição de uma espécie é uma expressão complexa de sua ecologia e história evolutiva (BROWN, 1995) e que Unidades geopolíticas muitas vezes incluem heterogeneidade biogeográfica significativa, não sendo assim adequadas para embasar os modelos (Barve *et al.*, 2011). Segundo proposto por Soberón e Peterson (2005), uma espécie estará presente num dado ponto onde se encontram três condições: 1. condições abióticas favoráveis (A); 2. um conjunto apropriado de espécies (condições bióticas favoráveis – B); 3. uma região acessível à espécie a partir de áreas de distribuição estabelecidas no tempo ecológico (M). Essa abordagem é conhecida como diagrama BAM. Considerando a ocorrência conhecida das espécies avaliadas neste estudo e sua relação estreita com as fitofisionomias não poderia ser utilizada a área considerada limite para o Bioma Cerrado, pois algumas espécies possuem registros fora dessa área, em áreas abertas que ocupam a região conhecida como “Diagonal Seca”. A inclusão das fitofisionomias abertas incluídas dentro

desta grande área representaria então o conjunto de condições proposto por Soberón e Peterson (2005). Portanto, para gerar os modelos foi considerada uma área que incluiu as formações abertas da América do Sul (Fig. 2), desenhada a partir do mapa de eco-regiões disponibilizado pela WWF (2004). A área selecionada inclui não só o bioma Cerrado, mas outros biomas que formam a “Diagonal Seca” e que possuem habitats semelhantes àqueles utilizados pelas espécies aqui abordadas. Os modelos foram projetados para a área da América do Sul, visando abranger toda área terrestre na qual essas espécies estão inseridas e podem, ao menos potencialmente, ter tido áreas de ocorrência. A resolução das camadas ambientais foi de 2.5' (5 km²).

Os modelos foram gerados para cada espécie separadamente. Para verificar o desempenho dos modelos produzidos foi utilizada a análise da área sob a curva ROC (Receiver Operating Characteristic), que considera a proporção entre as presenças conhecidas preditas como presenças, e a de ausências conhecidas preditas como ausências. Estes valores são inseridos em um gráfico e a área sob a curva produzida (AUC – *Area under the curve*) resulta em valores que são, então, comparados com expectativas nulas. Quando os valores obtidos são próximos de um (1), indicam que existe um bom ajuste quanto aos dados da avaliação, quando próximos de 0,5 indicam um ajuste melhor do que o que seria obtido ao acaso, e quando menores que 0,5 indicam um desempenho pior do que se a distribuição fosse obtida aleatoriamente (PANDO & GILES, 2007). Foram geradas dez réplicas através da técnica de “bootstrap” para cada modelo, sendo apresentado o modelo médio.

Para simular a área de distribuição potencial das espécies em cenários climáticos do passado, os modelos do presente foram projetados para o cenário de 21.000 anos antes do presente (AAP), durante o Último Glacial Máximo (*Last Glacial Maximum* - LGM), obtido a partir de modelos de circulação climática provenientes dos programas: The Community Climate System Model (CCSM 2010) e do Model for Interdisciplinary Research on Climate (MIROC 3.2 2010), que foram somados, com o intuito de se obter as áreas previstas por ambos os modelos para este cenário; e para o cenário de 132.000 AAP, durante o Último Inter-Glacial (*Last Inter Glacial* - LIG), utilizando-se somente o modelo de circulação climática CCSM (Otto-Bliesner *et al.*, 2006). As bases climáticas foram obtidas do Paleoclimate Modeling Intercomparison Project (PMIP). As variáveis climáticas consideradas foram as mesmas utilizadas para a modelagem aplicada no presente, também na resolução de 2.5' *pixels*.

Os modelos gerados resultaram em um mapa de gradiente de probabilidades de ocorrência para cada espécie e cada cenário (Fig. 3). Contudo, para que os diferentes cenários pudessem ser combinados, a fim de se detectar as áreas historicamente estáveis, os mapas foram transformados em mapas binários (presença/ausência) (Fig. 4). Para isso, foi estabelecido um limite de corte nos valores de probabilidade de ocorrência. De acordo com Pearson (2007) existem várias maneiras de se estabelecer esse limite de corte, sendo importante levar em consideração o tipo de dado utilizado. Como no presente estudo foram utilizados apenas dados de presença, o limite de corte utilizado considerou que a sensibilidade do modelo esteja entre 0,90 e 0,95 (PEARSON *et al.*, 2004), ou seja, entre 90 a 95% dos registros de ocorrência deveriam ser previstos pelo modelo (Tabela 3). Dessa maneira, o limite de corte permite certo número de omissões e isso é desejável, considerando-se que existem algumas coordenadas geográficas dentro do banco de dados que não correspondem exatamente ao ponto de coleta dos espécimes, e sim a um município ou localidade mais próxima.

Posteriormente, as áreas de ocorrência geradas pelos modelos de cada espécie ao longo do tempo (de 132.000 AAP até o presente) foram multiplicadas para se obter as prováveis áreas estáveis das espécies e estas foram multiplicadas para se verificar as áreas potenciais climaticamente estáveis do bioma, considerando este grupo de espécies (ver CARNAVAL & MORITZ, 2008).

Os mapas finais foram confeccionados com o auxílio do software SIG ARCMAP 10.1., onde são observados os registros das espécies de marsupiais e pequenos roedores, os limites políticos dos países da América do Sul e dos estados brasileiros, além dos modelos para cada um dos cenários estudados (para cada espécie nos distintos cenários e para as áreas estáveis no Bioma).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todos os modelos gerados no presente estudo apresentaram bom desempenho, sendo os valores obtidos de AUC superiores a 0,83 (Tabela 4). A contribuição de cada uma das variáveis climáticas para os modelos das respectivas espécies pode ser observada na tabela 5 para auxiliar na compreensão dos modelos, que são comentados abaixo para cada espécie e para cada um dos cenários abordados.

Distribuição geográfica conhecida e potencial das 14 espécies de pequenos mamíferos selecionadas como representativas do bioma Cerrado

Ordem Didelphimorphia, Família Didelphidae, Subfamília Didelphinae

Tribo Marmosini

Monodelphis kunsii Pine, 1975

Distribuição geográfica: amplamente distribuída, desde o oeste da Bolívia, norte da Argentina, Paraguai, centro-oeste e sudeste do Brasil (CARMIGNOTTO, 2005; GARDNER, 2008). Está presente no Cerrado e em áreas de transição com os biomas Amazônia, Mata Atlântica e Chaco, e ainda com “Yungas”, em território boliviano segundo Anderson (1997).

Modelo de distribuição para o presente: inclui toda porção norte da Bolívia e o leste do Acre, com uma pequena ligação entre essa área e os registros ao norte da Argentina. As áreas previstas no Paraguai são pequenas e fragmentadas. O modelo prevê uma distribuição mais ampla, atingindo o oeste do Espírito Santo e Rio de Janeiro, e o norte do estado do Paraná. Além disso, é prevista uma área de distribuição descontínua à já conhecida, na divisa entre os estados do Maranhão e Piauí, e na região central da Bahia. As áreas que apresentam maiores valores de probabilidade estão localizadas no leste do Acre, centro-oeste do Mato Grosso (divisa com Bolívia e Paraguai), sudoeste, centro e nordeste de Goiás e sudoeste de Minas Gerais (Fig. 5). Áreas de formações florestais como as que ocorrem no Espírito Santo e Rio de Janeiro são de ocorrência improvável dessa espécie, dado que é característica de áreas abertas (PAGLIA *et al.*, 2012).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): a distribuição teria sido mais ampla na direção norte, incluindo áreas no sul do Amazonas, centro-sul do Pará e norte do Tocantins. Além de uma distribuição mais ampla, contudo disjunta, para Argentina. A região prevista para o Maranhão e Piauí apresentou-se menor e fragmentada, já a da Bahia se manteve igual (Fig. 6).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): a distribuição teria sido mais ampla na direção norte, mas de maneira menos expressiva que durante o LIG, alcançando somente o sul do Pará e o centro do Tocantins. Também teria sido mais ampla na direção sul, contemplando os estados do Paraná e Santa Catarina. Ocorre diminuição da área prevista para

Argentina em relação ao LIG. As áreas previstas para o Maranhão, Piauí e Bahia são semelhantes às do modelo para o cenário presente (Fig. 6).

Áreas estáveis: além da região *core* do Cerrado, inclui áreas a oeste e sudeste do bioma e no litoral do nordeste brasileiro (Fig. 6), onde atualmente não há registros desta espécie.

Tribo Thylamyini

Thylamys karimii (Petter, 1968)

Distribuição geográfica: amplamente distribuída no Cerrado brasileiro, ocorrendo em suas fisionomias abertas. Também possui registros em áreas de Caatinga no nordeste (CARMIGNOTTO & MONFORT, 2006).

Modelo de distribuição para o presente: inclui uma área a oeste da distribuição conhecida, abrangendo o nordeste da Bolívia e o estado de Rondônia, além de áreas no sudeste brasileiro, no norte de Minas Gerais. Alcança também áreas do nordeste brasileiro, do estado do Maranhão até o extremo norte do Ceará e Rio Grande do Norte, porém de modo fragmentado. Além de área disjunta no sul do Pará (Fig. 7). As áreas que apresentam maiores valores de probabilidade estão localizadas no leste de Rondônia, centro-oeste do Mato Grosso, centro-norte de Goiás, sudeste do Tocantins, sudoeste da Bahia e noroeste de Minas Gerais. Vale ainda ressaltar, uma área com valores muito baixos de probabilidade localizada entre o estado da Bahia e o sul do Maranhão e Piauí.

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): as áreas teriam sido mais restritas que aquelas previstas para o presente. Incluindo quatro áreas: 1. norte da Argentina, oeste do Paraguai e sul da Bolívia; 2. nordeste da Bolívia, leste de Rondônia e oeste do Mato Grosso; 3. sudeste do Mato Grosso e sudoeste de Goiás; 4. do norte de São Paulo até sul do Ceará e da Paraíba, incluindo centro-leste de Goiás (Fig. 8).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): são mais abrangentes que o modelo para o presente, principalmente na porção norte da distribuição, tendo alcançado nesse período o sul do Amazonas e Pará, porções mais ao norte do Maranhão e todo o Piauí, de maneira contínua (Fig. 8).

Áreas estáveis: localizadas na porção oeste e sudeste do bioma, além de áreas no nordeste brasileiro (Fig. 8).

Thylamys velutinus (Wagner, 1842)

Distribuição geográfica: conhecido do sudeste brasileiro, também já foi registrado no Planalto Central – DF e em Goiás (CARMIGNOTTO & MONFORT, 2006).

Modelo de distribuição para o presente: o modelo de distribuição para o presente prevê áreas de distribuição disjunta para essa espécie. Uma inclui as localidades de Goiás, do sudoeste ao nordeste do estado; e a outra é bem mais abrangente que os registros já conhecidos, incluindo áreas do norte do Rio Grande do Sul até a região central da Bahia. As áreas com maiores valores de probabilidade estão associadas a áreas com elevada altitude, como a Chapada Diamantina (Bahia), Serra do Espinhaço (Minas Gerais), Chapada dos Veadeiros (Goiás) e Serra da Mantiqueira (divisa São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro) (Fig. 9). Seria improvável a presença dessa espécie na Serra da Mantiqueira, visto que é coberta por formações florestais. Já para a região sul, onde não possui registros atuais, seria uma interessante região para inventários em formações abertas de Pampas e remanescentes de Cerrado.

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): o modelo para esse período seleciona áreas de provável ocorrência semelhantes à segunda área citada para o modelo presente, estendendo-se do sul do Rio Grande do Sul até a Chapada Diamantina na Bahia (Fig. 10).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): Durante o Último Glacial Máximo as áreas de ocorrência de *T. velutinus* teriam sido mais amplas e contínuas, abrangendo a Bolívia, Rondônia e oeste do Mato Grosso estando conectadas a uma porção ainda maior de sua distribuição, que se estende desde o sul do Rio Grande do Sul até o nordeste brasileiro, incluindo quase todo o estado de Goiás e o centro-leste da Bahia (Fig. 10).

Áreas estáveis: dentro dos limites do bioma só inclui área no seu extremo sudeste; enquanto fora de seus limites, abrangem áreas do sul ao nordeste brasileiro (Fig. 10). Os estados de São Paulo e Minas Gerais seriam alvos interessantes para inventários, tendo em vista que esta espécie não foi recentemente registrada na região.

Ordem Rodentia, Família Cricetidae, Subfamília Sigmodontinae

Tribo Akodontini

Kunsia tomentosus (Lichtenstein, 1830)

Distribuição geográfica: distribuiu-se no nordeste da Bolívia, extremo sul do Amazonas, no centro-oeste brasileiro nos estados de Mato Grosso e Goiás, alcançando a região central de Minas Gerais (BEZERRA *et al.*, 2007).

Modelo de distribuição para o presente: são previstas áreas de ocorrência no Acre, nordeste da Bolívia, sul do Amazonas até o oeste do Maranhão, além de Rondônia, Mato Grosso, até o oeste de Minas Gerais. Inclui também porção central da Bahia. As áreas com maiores valores de probabilidade de ocorrência estão localizadas no sudeste de Rondônia e oeste do Mato Grosso, no sul do Pará, no sudoeste e no leste de Goiás e na região central da Bahia, associada à Chapada Diamantina, na qual não foram obtidos registros em inventários recentes (JUNCÁ *et al.*, 2005; PEREIRA & GEISE, 2009) (Fig. 11). A localidade tipo dessa espécie é associada à região entre o Rio Grande do Sul e Santa Catarina, ao longo do Rio Uruguai, provavelmente em região de formação aberta (BEZERRA *et al.*, 2007), sendo essa uma interessante área para inventário a procura de registros relictuais.

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): em relação ao modelo proposto para o presente, durante o Último Inter-Glacial a distribuição de *K. tomentosus* teria alcançado regiões mais ao sul, estando presente até o norte da Argentina e de Santa Catarina, além de incluir os estados de São Paulo até a Paraíba (Fig. 12).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): durante o Último Glacial Máximo a área de distribuição de *K. tomentosus* teria sido mais ampla ao sul, mas não tanto quanto durante o LIG, não alcançando o Paraguai. E também teria sido muito mais ampla ao norte incluindo praticamente toda região norte e grande parte da Colômbia e Venezuela, o que seria improvável considerando que não há indícios de que essa área tenha sido mais aberta durante esse período (Fig. 12).

Áreas estáveis: inclui ampla área a noroeste do bioma e outras menores a leste. Dentro dos limites do Cerrado a porção norte não foi prevista como estável (Fig. 12).

Oxymycterus delator (Thomas, 1903)

Distribuição geográfica: distribuiu-se no leste do Paraguai, no Brasil Central e sudoeste do Piauí (OLIVEIRA, 1998; HOFFMANN *et al.*, 2002).

Modelo de distribuição para o presente: são previstas áreas para o oeste do Mato Grosso, Goiás, oeste, centro e leste da Bahia, leste de Minas Gerais e na região sul nos estados do Paraná, Santa Catarina e norte do Rio Grande do Sul. A área prevista para a região amazônica é de improvável ocorrência dessa espécie devido aos habitats que ocupa, sendo a espécie amazônica, *O. amazonicus*. Da mesma maneira, a área prevista para o sudeste é ocupada por outras espécies do gênero, *O. judex* e *O. nasutus* (HOFFMANN *et al.*, 2002) (Fig. 13).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): muito semelhante às áreas previstas para o presente. Inclui área na porção central do Brasil, nos estados de Goiás, leste do Mato Grosso, sul do Tocantins e Maranhão e oeste da Bahia. Além de áreas na região amazônica e fragmentadas na porção leste do país, do Rio Grande do Sul até o Rio Grande do Norte (Fig. 14).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): mais ampla que as áreas previstas para o presente e o LIG. Inclui maior área da Bahia, de Minas Gerais, de São Paulo, do Mato Grosso do Sul, do Rio Grande do Sul e do Uruguai. Na porção noroeste abrange o oeste do Amazonas, o Acre e os países que ali fazem fronteira (Fig. 14).

Áreas estáveis: fragmentadas no Cerrado. Improváveis na porção noroeste da área de estudo (Fig. 14).

Thalpomys cerradensis Hershkovitz, 1990

Distribuição geográfica: distribuiu-se no Cerrado do Brasil Central, sendo considerada endêmica desse bioma (CARMIGNOTTO, 2005).

Modelo de distribuição para o presente: o modelo de distribuição para o presente sugere áreas bem parecidas com aquelas já conhecidas para *T. cerradensis*. Sendo um pouco mais ampla a oeste, alcançando o leste de Rondônia, e a sudeste da distribuição no centro-oeste de Minas Gerais e no centro da Bahia, em áreas com elevadas altitudes, nas quais não

foram obtidos registros em inventários recentes (JUNCÁ *et al.*, 2005; LESSA *et al.*, 2008; PEREIRA & GEISE, 2009 (Fig. 15).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): durante o LIG a distribuição teria sido mais restrita e disjunta em três áreas: 1. oeste do Mato Grosso e leste de Rondônia; 2. sudeste do Mato Grosso; 3. Distrito Federal, região central de Minas Gerais e Chapada Diamantina, Bahia (Fig. 16).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): mais abrangente ao norte que o modelo previsto para o presente, a distribuição durante esse período teria alcançado o sul do Pará até o norte do Ceará (Fig. 16).

Áreas estáveis: foram previstas três áreas dentro do bioma, duas na região oeste, com pontos de registros atuais e uma na região sudeste, sem registros. Fora do Cerrado foi prevista a área da Chapada Diamantina, Bahia, também sem registros atuais (Fig. 16).

Thalpomys lasiotis (Thomas, 1916)

Distribuição geográfica: distribui-se no Cerrado do Brasil Central, sendo considerada endêmica desse bioma (CARMIGNOTTO, 2005).

Modelo de distribuição para o presente: as áreas previstas pelo modelo para o presente se assemelham àquelas já conhecidas para a distribuição da espécie. Sendo um pouco mais ampla na região sul de Minas Gerais, e com algumas áreas fragmentadas no interior da Bahia, podendo esta última região ser melhor inventariada, tendo em vista os dois registros já presentes em Minas Gerais (Fig. 17).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): durante esse período a distribuição seria disjunta com uma pequena área no sul do Mato Grosso (não correspondente aos registros já conhecidos) e outra área fragmentada que incluiria o nordeste de São Paulo e o interior de Minas Gerais e Bahia (Fig. 18).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): durante esse período a distribuição de *T. lasiotis* teria sido mais ampla abrangendo o nordeste da Bolívia, Rondônia e centro-oeste do Mato Grosso; e uma área disjunta incluindo Goiás, nordeste de São Paulo até leste do Pará e o nordeste brasileiro, mas de maneira fragmentada (Fig. 18).

Áreas estáveis: somente foram previstas como estáveis, áreas no oeste e sul do estado de Minas Gerais (Fig. 18).

Comentários: a área do registro de Rondônia não é prevista no LIG e encontra-se disjunta no LGM e no presente. Brandão (2012) sugere uma revisão na identificação desse espécime, pois acredita que seja um exemplar de *T. cerradensis*, sendo que a distribuição dessa espécie condiz com esse registro. Além disso, esse autor não encontrou nenhum registro de *T. lasiotis* para o Mato Grosso. Portanto, os modelos propostos apoiam a revisão da identidade taxonômica desse espécime.

Tribo Oryzomyini

Cerradomys marinhos (Bonvicino, 2003)

Distribuição geográfica: distribui-se do oeste do Mato Grosso até o sudoeste da Bahia (CARMIGNOTTO, 2005).

Modelo de distribuição para o presente: prevê áreas do leste de Rondônia até sudeste de Minas Gerais, incluindo o extremo sul do Pará, o sudoeste da Bahia e o norte de São Paulo. As áreas com maiores valores de probabilidade de ocorrência estão localizadas no sudeste do Mato Grosso, em Goiás e Distrito Federal, sendo a maior área em Minas Gerais (Fig. 19), onde ainda não há registros de ocorrência para a espécie (LESSA *et al.*, 2008), sendo interessante o inventário nestas regiões dentro do bioma Cerrado para confirmação da previsão de ocorrência apontada pelo modelo.

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): com relação ao modelo proposto para o presente, a distribuição esperada para o LIG estaria deslocada na direção norte incluindo, nesse período, o extremo sul do Amazonas, o sul do Pará e oeste do Tocantins, alcançando somente o noroeste de Goiás. Além disso, seria disjunta da área prevista para o centro-sul de Minas Gerais (Fig. 20).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): as áreas previstas para o LGM são semelhantes àquelas do modelo presente, contudo, estão concentradas mais ao sul, não alcançando o norte do Mato Grosso (Fig. 20).

Áreas estáveis: o centro-oeste do bioma foi considerado estável, além de seu limite sudeste (Fig. 20).

Cerradomys scotti (Langguth & Bonvicino, 2002)

Distribuição geográfica: amplamente distribuída, ocorrendo desde o sul do Piauí e Maranhão, oeste da Bahia, Minas Gerais e São Paulo, até o leste de Rondônia, Bolívia e Paraguai (PERCEQUILLO *et al.*, 2008).

Modelo de distribuição para o presente: prevê áreas a oeste da distribuição já conhecida, alcançando o extremo sul do Amazonas, Acre e nordeste da Bolívia. Isso também ocorre para a região sul e sudeste do Brasil, ocupando o estado do Paraná e oeste do Rio de Janeiro e Espírito Santo; e na região nordeste no centro do Maranhão e Piauí. As áreas com maiores valores de probabilidades estão localizadas em manchas que se estendem desde o Acre até São Paulo e Bahia, sendo maiores nos estados de Goiás e Minas Gerais (Fig. 21). Apesar de ser uma espécie generalista, que pode ocorrer em áreas de transição entre Cerrado e formações florestais, é improvável a ocorrência dessa espécie nas regiões do Espírito Santo e Rio de Janeiro (Mata Atlântica), bem como no Acre (Floresta Amazônica).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): o modelo previsto para o LIG é muito semelhante ao do presente, sendo apenas um pouco mais amplo ao sul, incluindo os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Fig. 22).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): é mais abrangente ao norte e sudoeste da distribuição prevista para o presente. Tendo ocupado todo o norte da Bolívia e alcançando o sul do Amazonas e Pará até o norte do Piauí (Fig. 22).

Áreas estáveis: quase a totalidade do Cerrado foi considerada estável, a exceção de áreas na região norte. Além disso, foi prevista estabilidade em áreas a noroeste e sudeste do bioma, incluindo a região da Chapada Diamantina, na qual a espécie ainda não foi registrada em inventários (JUNCÁ *et al.*, 2005; PEREIRA & GEISE, 2009), estando presentes na Caatinga outras duas espécies do gênero, *C. vivoi* e *C. langguthi* (PERCEQUILLO *et al.*, 2008) (Fig. 22).

Oligoryzomys moojeni Weksler & Bonvicino, 2005

Distribuição geográfica: com distribuição endêmica restrita ao Cerrado, esta espécie possui registros no Tocantins e norte de Goiás e Minas Gerais (CARMIGNOTTO, 2005).

Modelo de distribuição para o presente: prevê áreas de distribuição desde o leste de Rondônia até o norte do Ceará e Rio Grande do Norte, incluindo o oeste de Pernambuco, da Bahia e de Minas Gerais. As áreas com maiores valores de probabilidades estão localizadas no oeste do Mato Grosso, onde até o momento não foi registrada, e no Brasil Central (Fig. 23).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): a área prevista para esse período não coincide com a atual distribuição da espécie. Estaria concentrada nos estados de Minas Gerais e Bahia, associada a áreas de elevadas altitudes, chegando até Pernambuco (Fig. 24).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): muito próximo do modelo do presente, inclui áreas ao norte da distribuição prevista, no sul do Pará e centro do Maranhão (Fig. 24).

Áreas estáveis: somente foram apontadas como estáveis algumas áreas na Cadeia do Espinhaço, nos estados de Minas Gerais e Bahia, devido à previsão no LIG, estando outras espécies do gênero presentes nestas áreas, *O. rupestris*, *O. nigripes* e *O. stramineus* (WEKSLER & BONVICINO, 2005) (Fig. 24).

Comentários: *O. moojeni* é morfologicamente semelhante a outras espécies do mesmo gênero, sendo algumas vezes necessário a cariotipagem dos indivíduos para se obter uma identificação segura; a essa dificuldade taxonômica pode estar atrelada a distribuição restrita da espécie, caso os indivíduos do gênero estejam sendo erroneamente identificados, e assim, poderiam ter uma distribuição mais abrangente como preveem os modelos. Contudo, os modelos projetam uma área de distribuição muito ampla frente aos registros obtidos, sendo que essa espécie não foi identificada por Brandão (2012) dentre os pequenos mamíferos do estado do Mato Grosso, nem dentre os espécimes do gênero cariotipados do estado do Piauí (Carmignotto, A.P. com.pess.).

Tribo Phyllotini

Calomys tocantinsi Bonvicino, Lima & Almeida, 2003

Distribuição geográfica: é aparentemente endêmico do Cerrado, ocorrendo no Tocantins e leste do Mato Grosso (BONVICINO *et al.*, 2010).

Modelo de distribuição para o presente: estende-se do leste de Rondônia até oeste do Piauí, apresentando registros apenas na porção central desta distribuição (Fig. 25), contudo, a área apontada pelo modelo não se sobrepõe com as áreas de distribuição das outras espécies do gênero (ALMEIDA *et al.*, 2007; BONVICINO *et al.*, 2010) podendo realmente representar ampliação da área de ocorrência desta espécie.

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): muito semelhante às áreas previstas no modelo para o presente, contudo há uma disjunção no oeste do Mato Grosso e nas áreas localizadas no Maranhão e Piauí (Fig. 26).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): para esse período foram previstas áreas muito pequenas e fragmentadas, próximas aos registros já conhecidos para essa espécie. Sendo a mais expressiva a oeste da distribuição já conhecida, no norte do Mato Grosso (Fig. 26).

Áreas estáveis: são restritas às áreas previstas para o LGM (Fig. 26).

Família Echimyidae, Subfamília Eumysopinae

Carterodon sulcidens (Lund, 1841)

Distribuição geográfica: espécie endêmica do Cerrado, possuindo registros no Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás e Minas Gerais (BEZERRA *et al.*, 2011).

Modelo de distribuição para o presente: é bem mais amplo que a distribuição conhecida da espécie. Prevê áreas desde o Acre até o norte do Pará, o nordeste brasileiro (com exceção do leste da Bahia). Contudo, as áreas com maiores valores de probabilidades são restritas e fragmentadas, localizadas principalmente em Goiás e Minas Gerais, aparentemente associadas a áreas com altitudes elevadas, sendo interessante o inventário nestas áreas, em especial no estado de Minas Gerais para verificar a presença desta espécie (Fig. 27).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): o modelo previsto para esse período se aproxima mais aos pontos de distribuição conhecidos atualmente para a espécie. Teria abrangido áreas mais ao sul da distribuição, alcançando o norte da Argentina e o estado de São Paulo. Além disso, inclui áreas na região nordeste, do centro da Bahia até o Rio Grande do Norte (Fig. 28).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): muito semelhante ao modelo proposto para o presente, sendo apenas um pouco mais abrangente a sudoeste da distribuição prevista, na Bolívia e Mato Grosso do Sul (Fig. 28).

Áreas estáveis: não inclui a porção norte do bioma, e ainda abrange áreas a noroeste, norte e leste do Cerrado, de São Paulo a Bahia; e no nordeste brasileiro, sendo estas áreas pouco prováveis para a ocorrência da espécie, dado a especificidade de hábitat da espécie em questão (Fig. 28).

Clyomys laticeps (Thomas, 1909)

Distribuição geográfica: conhecido desde o centro do Paraguai até o Brasil Central em formações abertas no Pantanal e Cerrado dos estados de SP, MT, MS, GO, MG e BA (BEZERRA & OLIVEIRA, 2010).

Modelo de distribuição para o presente: inclui áreas fragmentadas de distribuição a oeste dos registros, incluindo centro-oeste do Mato Grosso, no Acre e noroeste da Bolívia. Além disso, inclui áreas a leste da distribuição já conhecida para a espécie, desde o Rio Grande do Sul até o nordeste brasileiro. As áreas com maiores valores de probabilidades estão localizadas no Mato Grosso do Sul, Goiás e de Santa Catarina até Minas Gerais e Espírito Santo (Fig. 29).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): durante esse período teria tido a mesma abrangência proposta pelo modelo do presente, porém de maneira ainda mais fragmentada (Fig. 30).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): abrange a mesma região a oeste da distribuição, prevista pelo presente, mas de modo contínuo. Não prevê área referente ao Pantanal, onde atualmente há registros da espécie. Inclui ainda uma área isolada na porção central da divisa do Maranhão com Piauí (Fig. 30).

Áreas estáveis: inclui áreas fragmentadas nas regiões oeste, sudoeste, central e sul do bioma; além disso, foram previstas áreas ao sul e sudeste do bioma, e no nordeste brasileiro, contudo, essas áreas localizadas fora do bioma são de presença improvável dessa espécie devido à sua seleção de hábitats (Fig.30).

Thrichomys pachyurus (Wagner, 1845)

Distribuição geográfica: distribue-se na região central do Brasil, nos estados de Goiás e Tocantins (NASCIMENTO *et. al.*, 2013).

Modelo de distribuição para o presente: inclui áreas além da distribuição já conhecida, como nos estados de Rondônia, sul do Amazonas, Pará e no nordeste brasileiro. Contudo, a área com maior valor de probabilidade está localizada no estado de Goiás, provavelmente devido à maior concentração dos registros atuais (Fig. 31).

Modelos de distribuição para o LIG (132.000 AAP): teria apresentado distribuição fragmentada, incluindo áreas em Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais e no nordeste brasileiro (Fig. 32).

Modelos de distribuição para o LGM (21.000 AAP): muito semelhante ao modelo proposto para o presente, apresenta uma distribuição mais contínua entre os estados de Goiás e Minas Gerais (Fig. 32).

Áreas estáveis: inclui áreas disjuntas nas regiões oeste, centro e sudeste do bioma; além de uma pequena área a sudeste do Cerrado e outra maior no nordeste brasileiro, contudo, essas áreas fora do bioma fazem parte da distribuição de outras espécies do gênero, *T. laurentius*, *T. inermis*, *T. aff. laurentius* e *T. apereoides* (NASCIMENTO *et al.*, 2013) (Fig. 32).

Comentários: a denominação *T. pachyurus* aqui utilizada segue o trabalho de Nascimento e colaboradores (2013), sendo que Carmignotto (2005) refere-se a essa espécie como *Thrichomys* sp., com número diploide $2n=30/NFa=56$ (BONVICINO *et al.*, 2002; BRAGGIO & BONVICINO, 2004; NASCIMENTO *et al.*, 2013).

Como observado através da análise das Figuras 5 a 32, algumas extrapolações dos modelos incluem, mesmo no presente, áreas potenciais maiores que a distribuição conhecida das espécies selecionadas. Essas áreas, com elevada probabilidade de ocorrência, foram apontadas pelos modelos devido às condições climáticas serem semelhantes àquelas dos registros, entretanto, as espécies de pequenos mamíferos respondem ao clima de maneira indireta, ou seja, selecionam as fisionomias onde ocorrem, as quais, conseqüentemente, apresentam restrições climáticas em sua distribuição. Sendo as fisionomias não só um reflexo do clima, mas também de outros fatores como solo e relevo, é uma variável categórica a ser

considerada na delimitação dos modelos e os resultados dos modelos devem ser combinados a esta variável quando possível, por exemplo, para o cenário climático atual. Deve-se considerar, além disso, que parte dessas áreas podem estar fora do alcance de dispersão das espécies. Como exemplo disso, temos áreas previstas para o nordeste brasileiro que aparecem recorrentemente nos modelos como áreas estáveis, todavia, estas áreas dificilmente seriam ocupadas pelas espécies aqui abordadas devido a barreiras geográficas já propostas por alguns autores (FARIA *et al.*, 2013; NASCIMENTO *et al.*, 2013) como a Serra Geral de Goiás e o rio São Francisco, e principalmente devido às diferenças na vegetação entre o Cerrado e a Caatinga. Sendo ainda mais improváveis quando são previstas áreas para a região amazônica (*K. tomentosus* – Fig. 12), para regiões litorâneas (*C. laticeps* – Fig. 30), ou para a região sul do país (*T. velutinus* – Fig. 10).

Durante os períodos glaciais, como o LGM, teria ocorrido uma expansão das áreas abertas e retração das áreas florestadas (LEDRU, 2002, OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002; WERNECK, 2011), isso é evidenciado por dez modelos propostos para esse período em comparação com o presente (*M. kungsi*, *T. karimii*, *T. velutinus*, *K. tomentosus*, *T. cerradensis*, *T. lasiotis*, *C. scotti*, *O. moojeni*, *C. laticeps* e *T. pachyurus*). Durante os inter-glaciais, como o LIG, teria ocorrido uma retração das áreas abertas e expansão das áreas florestais (LEDRU, 2002, OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002; WERNECK, 2011), isso é evidenciado por dez modelos propostos para esse período em comparação com o LGM (*T. karimii*, *T. velutinus*, *K. tomentosus*, *T. cerradensis*, *T. lasiotis*, *C. scotti*, *O. moojeni*, *C. sulcidens*, *C. laticeps* e *T. pachyurus*).

A fase úmida e fria que caracterizou o LGM teria sido seguida por uma fase de deglaciação seca e fria, e essa seguida por uma longa fase seca e quente no começo do Holoceno. Essa sequencia teria se repetido durante os ciclos glaciais do Quaternário, no qual o Cerrado e suas comunidades adjuntas mudaram em área e composição com as variações no clima (SALGADO-LABOURIAU, 2005). Dessa forma, o Quaternário representa o extremo da longa história de diversificação da América do Sul, e seus mais fortes impactos climáticos não explicam a origem da maioria dos táxons de vertebrados aqui presentes, mas sim o rearranjo de suas distribuições (CARVALHO *et al.*, 2013).

Áreas historicamente estáveis

A partir dos resultados obtidos para o conjunto de espécies de roedores e marsupiais são indicadas como áreas climaticamente estáveis para o Cerrado cinco regiões: 1.

oeste do Mato Grosso, 140 km a leste de Cuiabá (Planalto dos Parecis); 2. sul do Mato Grosso, 450 km a noroeste de Cuiabá (Chapada dos Guimarães); 3. centro-leste de Goiás, incluindo o Distrito Federal (Planalto Central); 4. oeste de Minas Gerais, na região leste do Triângulo Mineiro; 5. Serra do Espinhaço (MG) e Chapada Diamantina (BA) (Fig. 33).

Algumas das áreas historicamente estáveis propostas para o Cerrado por Werneck *et al.* (2012) são semelhantes às encontradas nesse estudo. São elas a região do Cerrado Central) e a Serra Geral de Goiás, na divisa entre os estados de Goiás, Tocantins e Bahia (região 3), e a Serra do Espinhaço (região 5). Além disso, os dois trabalhos coincidem na instabilidade histórica da porção sudoeste do bioma.

Carnaval e Moritz (2008) determinaram áreas historicamente estáveis para a Mata Atlântica, podendo os resultados do presente trabalho ser considerados complementares aos desses dois autores, tendo em vista a não previsão do refúgio da Bahia (entre os rios Doce e São Francisco) proposto por eles.

Trabalhos que propõem áreas de endemismo para o Cerrado possuem semelhanças com as áreas historicamente estáveis (que devem possuir mais endemismos) aqui detectadas. São elas: a Chapada Diamantina para aves (SILVA, 1997; SILVA & BATES, 2002), Chapada dos Parecis, Chapada dos Guimarães e Serra Geral para répteis Squamata (NOGUEIRA *et al.*, 2011), Chapada dos Veadeiros, Chapada dos Guimarães e Distrito Federal para certos grupos de plantas, em particular para o gênero *Mimosa* (SIMON & PROENÇA, 2000) e Serra do Espinhaço para aves, répteis Squamata, anuros e leguminosas do gênero *Mimosa* (SILVA, 1997; SILVA & BATES, 2002; NOGUEIRA *et al.*, 2011; VALDUJO, 2011; SIMON & PROENÇA, 2000).

Algumas áreas previstas como estáveis não se encontram dentro dos limites estabelecidos para o Bioma Cerrado, sendo essas principalmente localizadas nas regiões de serras e chapadas em Minas Gerais e Bahia (Fig. 34). Essas áreas já haviam sido previstas como estáveis em outros trabalhos, como acima citado. Elas seriam áreas climaticamente estáveis, durante esse período, contudo não específicas para a fauna do Cerrado, como as outras áreas estáveis propostas nesse trabalho. Estando essas cadeias em regiões de transição entre biomas, a fauna de pequenos mamíferos seria composta por espécies tanto de Cerrado, como de Caatinga, Floresta Estacional, Campo rupestre entre outros, como pode ser atestado pelas espécies amostradas na região, que incluem representantes de todas as formações e biomas supracitados (JUNCÁ *et al.*, 2005; LESSA *et al.*, 2008; PEREIRA & GEISE, 2009).

A região do Planalto Central já havia sido prevista como estável por outros autores e como área de alto endemismo para pequenos mamíferos (CARMIGNOTTO, 2005), além de outros táxons (WERNECK, 2011). Essa área de estabilidade encontra-se na área núcleo do bioma e por estar no centro do Cerrado teria sofrido menos mudanças referentes à expansão e retração de formações abertas e florestais, se comparado às áreas de transição entre o Cerrado e os biomas adjacentes. Além disso, o Planalto Central abrange uma grande área contínua de elevadas altitudes.

Ao longo das mudanças climáticas ocorridas desde o LIG até hoje, a área de distribuição e os componentes do Cerrado variaram de acordo com tais alterações. Salgado-Labouriau (2005) propõe que durante o início do Holoceno (11.000 AAP) os cerrados e savanas só existiam nos vales e depressões, onde era possível manter um pouco de umidade, sendo as áreas de platôs e chapadas locais muito secos, com uma vegetação rala. Contudo, as mudanças cíclicas que ocorreram no clima durante as glaciações transformaram esse cenário ao longo desse período.

Pode-se observar que as áreas historicamente estáveis propostas nesse trabalho encontram-se todas em elevadas altitudes (Fig. 35). Isso seria explicado, devido ao fato que estas áreas seriam, pela sua altitude, mais estáveis climaticamente, pois a variação das condições climáticas é menor quanto maior a altitude. Portanto, durante as mudanças nos últimos 132.000 anos as áreas de planaltos e serras teriam sofrido um menor impacto, sendo mais estáveis climaticamente que as áreas com menores altitudes. Essa relação entre antigos platôs e vales recentes, também foi proposta por Werneck (2011), que associa os grupos de espécies de platôs a idades de diversificação mais antigas, maior estrutura genealógica e níveis mais altos de diversidade genética, quando comparados aos vales. Em concordância com essa hipótese, temos uma área de instabilidade prevista para o vale do rio São Francisco, do norte de Minas Gerais até sua foz (Fig. 36), que foi considerada como importante barreira geográfica (tanto o curso atual como o seu paleocurso) para diversos grupos de vertebrados, incluindo espécies de pequenos mamíferos (FARIA *et al.*, 2013; NASCIMENTO *et al.*, 2013).

As áreas historicamente estáveis aqui previstas compreendem três das cinco regiões faunísticas propostas por Carmignotto (2005): central, noroeste e sul-sudeste. Contudo, elas também incluem áreas de lacunas de amostragem propostas por essa autora e evidenciadas pelos registros utilizados nesse estudo (Fig. 37). Esse fator indica tais áreas estáveis como regiões a serem mais bem investigadas em campo quanto a sua fauna.

CONCLUSÕES

Quando consideramos os cenários climáticos atuais os modelos aqui apresentados auxiliam na compreensão da distribuição de cada uma das espécies, confirmando seus registros e apontando novas possíveis áreas de ocorrência. Entretanto, esses modelos trabalham com probabilidades de ocorrência e para serem realmente efetivos, precisam ser testados através de expedições aos locais apontados e do registro de espécimes.

Deve-se considerar que também há fatores históricos que limitam a distribuição das espécies, como eventos de extinção local, de dispersão interrompida, de competição com outras espécies, entre outros. Esse histórico não pode ser utilizado no momento da geração dos modelos, portanto, deve ser levado em conta na interpretação de cada um deles, como foi feito na análise individual de cada uma das espécies abordadas neste trabalho, tendo em vista que as áreas de real ocorrência das espécies podem ser mais amplas ou restritas que aquelas previstas pelos modelos.

Uma maneira de tornar os modelos mais refinados a respeito de cada espécie seria a sobreposição das áreas previstas pelos modelos com dados de paisagem e habitats que permitam diferenciar formações florestais de formações abertas, pois, isso relacionaria os modelos aos habitats e fitofisionomias preferencialmente utilizadas pelas espécies. Além disso, a sobreposição dos modelos com mapas de uso e ocupação do solo permitiriam confrontar as áreas de possível ocorrência das espécies com aquelas inviabilizadas pelo homem através da urbanização e usos agro-pecuários, fatores que impossibilitam a ocorrência da maioria das espécies devido perda de habitat. Sendo essa uma abordagem a ser utilizada em trabalhos futuros, sendo que esse não era o foco específico desse estudo.

As áreas historicamente estáveis apresentadas neste trabalho incluem cinco regiões de elevadas altitudes, sendo que todas condizem com áreas historicamente estáveis e/ou áreas de concentração de endemismos para outros táxons, já propostas por outros autores, como citado acima. Portanto, a partir dos modelos aqui propostos pode-se estabelecer uma relação entre as áreas historicamente estáveis e as áreas de concentração de endemismos, como já foi proposto por Graham *et al.*, (2006), Carnaval & Moritz, (2008) e Nogueira *et al.*(2011).

Segundo Carmignotto e colaboradores (2012), a maioria das espécies endêmicas de pequenos mamíferos teria sua origem em áreas abertas. Este fato torna ainda mais interessante o emprego de inventários em áreas propostas pelos modelos e que ainda não possuem registros de espécies para o grupo. E também, o inventário das áreas historicamente estáveis

para maior conhecimento de sua fauna e como fonte de material para estudos de filogenia e filogeografia.

Não obstante, as áreas historicamente estáveis podem ser de grande valia para o direcionamento de ações para a conservação das espécies. Tendo em vista sua estabilidade climática, espera-se que essas sejam áreas menos afetadas pelas mudanças climáticas atuais e futuras, devendo assim, ser alvo de criação, ampliação e manutenção de Unidades de Conservação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, A. & Rossetti, D.F. (2007) Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *Journal of Ornithology*, **148**, (suppl), 443-453.
- Almeida, F.C., Bonvicino, C.R. & Cordeiro-Estrela, P. (2007) Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for biogeography of a endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and evolution*, **42**, 449-466.
- Anderson, S. (1997) Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **231**, 1-652.
- Barve, N. et al. (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**, 1810-1819.
- Bezerra, A.M.R. et al. (2007) New data on distribution, natural history and morphology of *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830) (Rodentia: Cricetidae:Sigmodontinae). *Zootaxa*, **1505**, 1-18.
- Bezerra, A.M.R., Marinho-Filho, J. & Carmignotto, A.P. (2011) A review of the distribution, morphometrics, and habitat of owl's spiny rat *Carterodon sulcidens* (Lund, 1841) (Rodentia: Echimyidae). *Zoological Studies*, **50**, 566-576.
- Bezerra, A.M.R. & Oliveira, J.A. (2010) Taxonomic implications of cranial morphometric variation in the genus *Clyomys* Thomas, 1916 (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, **91**, 260-272.
- Bonaccorso, E., Koch, I. & Peterson, A.T. (2006) Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and distributions*, **12**, 157-164.
- Bonvicino, C.R., Lindebergh, S.M. & Maroja, L.S. (2002) Small non-flying mammals from conserved and altered áreas of Atlantic Forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Brazilian Journal of Biology*, **62**, 765-774.
- Bonvicino, C.R., de Oliveira, J.A. & Gentile, R.A. (2010). A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. *Zootaxa*, **2336**, 19-35.
- Braggio, E. & Bonvicino, C.R. (2004) Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, **85**, 316-320.
- Brandão, M.V. (2012) *Os pequenos mamíferos (Didelphimorphia e Rodentia) do Estado de Mato Grosso*. PhD Thesis, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba.
- Brown, J. H. (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

- Brown, J. & Lomolino, M. (2006) *Biogeografia*, 2a ed, FUNPEC, Ribeirão Preto.
- Brown, K.S. & Gifford, D.R. (2002) Lepidoptera in the Cerrado landscape and the conservation of vegetation, soil, and topographical mosaics. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (ed. by P. S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 201-222. Columbia University Press, New York.
- Carmignotto, A.P. (2005) *Pequenos mamíferos terrestres do bioma Cerrado: padrões faunísticos locais e regionais*. PhD Thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Carmignotto, A.P. & Aires, C.C. (2011) Mamíferos não voadores (Mammalia) da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins. *Biota Neotropica*, **11**, 313-328.
- Carmignotto, A.P. & Monfort, T. (2006) Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mammalia*, 126-144.
- Carmignotto, A.P., de Vivo, M. & Langgunth, A. (2012) Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. *Bones, clones, and biomes: the history and geography of Recent Neotropical mammals* (ed. by B.D. Patterson and L.P. Costa.), pp. 307-350. University of Chicago Press, Chicago.
- Carnaval, A. C. et al. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**, 785-789.
- Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.
- de Carvalho, A.L.G., Britto, M.R. & Fernandes, D.S. (2013) Biogeography of the Lizard Genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Trpiduridae): Distribution, Endemism, and Area Relationships in South America. *Plos ONE*, **8**, e59736.
- Carvalho, B.A., Oliveira, L.F.B. & Mattevi, M.S. (2009) Phylageny of *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) species, with special reference to *Thylamys karimii*. *Iheringia Série Zoológica*, **99**, 419-425.
- Ccafs. Climate Change, Agriculture and Food Security. *GCM data portal*. Available at: <http://www.ccafs-climate.org/>.
- Colli, G.R., Bastos, R.P. & Araújo, A.B. (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (ed. by P. S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 223-241. Columbia University Press, New York.
- COMMUNITY CLIMATE SYSTEM MODEL. CCSM. Available at: <http://www2.cesm.ucar.edu/>.

- D'elia, G. et al. (2007) Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontinae rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, **71**, 187-194.
- de la SANCHA, N., SOLARI, S. & OWEN, R.D. (2007) First records of *Monodelphis kunsi* Pine (Didelphimorphia, Didelphidae) from Paraguay, with evaluation of its distribution. *Mastozoología Neotropical*, **14**, 241-247.
- Dias, B.F.S. (1992) *Alternativas de desenvolvimento dos cerrados: manejo e conservação dos recursos naturais renováveis*. FUNATURA/IBAMA/SEMAM, Brasília, DF.
- Dinerstein, E. et al. (1995) A Conservation Assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. WWF, World Bank, Washington. pp. 129.
- Eiten, G. (1982) *Classificação da vegetação do Brasil*. CNPq, Brasília.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Elith, J. et al. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Emmons, L.H. (2005) A Revision of the Genera of Arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with Descriptions of Two New Genera. *Mammalian Diversification: from chromosomes to phylogeography*. (ed. by E.A. Lacey and P. Myers), pp. 247-309. University of California Press, California.
- Engel, S.R. et al. (1998) Molecular systematics and paleobiogeography of the South American Sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 35-49.
- Fagundes, V. (2000) A new species of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from Central Brazil identified by its karyotype. *Hereditas*, **133**, 195-200.
- Faria, M.B., Nascimento, F.F., Oliveira, J.A. & Bonvicino, C. R. (2013) Biogeographic Determinants of Genetic Diversification in the Mouse Opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Journal of Heredity*, **104**, 613-626.
- Ferreira, M.N. (2011) *Planejamento sistemático das unidades de conservação do estado do Tocantins*. PhD Thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Furley, P.A. & Metcalfe, S.E. (2007) Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. *Progress in Physical Geography*, **31**, 633-642.
- Furley, P.A. & Ratter, J.A. (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, **15**, 97-108.
- Galewski, T. et al. (2005) Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **34**, 601-615.

- Gardner, A.L. (ed.) (2008) *Mammals of South America, v.1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.
- Giarla, T.C., Voss, R. S. & Jansa, S.A. (2010) Species limits and phylogenetic relationships in the Didelphidae Marsupial genus *Thylamys* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **346**, 1-67.
- Grelle, C.E.V. (2003) Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **38**, 81-85.
- HAFFER, J. (1969) Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science*, **165**, 131-137.
- HIJMANS, R.J. et al. (2005) *The WorldClim interpolated global terrestrial climate surfaces. Version 1.4*. Available at: <http://www.worldclim.org/>.
- Hoffmann, F.G., Lessa, E. P. & Smith, M.F. (2002) Systematics of *Oxymycterus* with description of a new species from Uruguay. *Journal of Mammalogy*, **83**, 408-420.
- IBAMA. (2009) *Ecossistemas brasileiros: Cerrado*. Available at: <http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cerrado.htm>.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (1993) *Mapa de Vegetação do Brasil*, 2 ed. Escala 1: 5.000.000.
- Juncá, F. A., Funch, L. & Rocha, W. (Org.) (2005) *Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, **1**, 147-155, 2005.
- Ledru, M.P. (2002) Late Quaternary history and evolution of the Cerrado as revealed by palynological records. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (ed. by P. S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 33-50. Columbia University Press, New York.
- Lessa, E.P. & Cook, J.A. (1998) The molecular phylogenetics of tuco-tucos (genus *Ctenomys*, Rodentia: Octodontidae) suggests an early burst of speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 88-99.
- Lessa, L.G. et al. (2008) Mamíferos da Cadeia do Espinhaço: riqueza, ameaças e estratégias para conservação. *Megadiversidade*, **4**, 218-232.
- Lopes, A.S. (1984) *Solos sob cerrado: características, propriedade, manejo*. POTAFOS, Piracicaba. v. 2.
- Machado, R.B. et al. (2004) *Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro*. Relatório técnico não publicado. Conservação Internacional, Brasília.

- Marini, M.A. et al. (2010) Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal of Ornithology*, **151**, 857-866.
- Marini, M.A. et al. (2009) Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a neotropical savanna. *Conservation Biology*, **23**, 1558-1567.
- Miranda, G.B. et al. (2009) Phylogenetic and Phylogeographic Patterns in Sigmodontine Rodents of the Genus *Oligoryzomys*. *Journal of Heredity*, **100**, 309-321.
- Model For Interdisciplinary Research On Climate. (2010) *MIROC*, ver. 3.2. Available at: <http://ww.ccsr.u-tokyo.ac.jp/~hasumi/MIROC>.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H. & Medina, E. (1995) Introduction. *Seasonally Dry Tropical Forests*. (ed. by S.H. Bullock, , H.A. Mooney And E. Medina), pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge.
- Musser, G. G. & Carleton, M. D. (2005) Superfamily Muroidea. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic referenc* (ed. by D. E. Wilson, D.A. reeder), pp. 894-1531, 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Myers, N. et al. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Nascimento, F.F. et al. (2013) The role of historical barriers in the diversification process in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *Plos One*, **8**, e61924.
- Nogueira, C. et al. (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *Plos One*, **5**, p. e11390.
- Nogueira, C., Ribeiro, S. Costa, G. C. & Colli, G. R. (2011) Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography*, **38**, 1907-1922.
- Oliveira, J.A. (1998) *Morphometric assessment of species groups in the South American rodent genus Oxymycterus (Sigmodontinae), with taxonomic notes based on yhe analysis of type material*. PhD Thesis, Texas Tech University, Lubbock.
- Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (ed.). (2002) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropically Savanna* (ed. by P. S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Ortega-Huerta, M.A. & Peterson, A.T. (2004) Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distributions*, **10**, 39-54.

- Otto-Bliensner, B.L. et al. (2006) Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, **311**, 1751-1753.
- Paglia, A. P. et al. (2012) *Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil*. Occasional Papers in Conservation Biology. 2 ed. Conservation International, Arlington.
- Pando, B.B. & Giles, J.P. (2007) Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica, *GeoFocus* (Artículos), **7**, 100-119.
- Pardini, R. & Umetsu, F. (2006) Pequenos mamíferos não voadores da Reserva Florestal do Morro Grande – distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica*, **6**.
- Patton, J.L.; dos Reis, S.F. & da Silva, M.N.F. (1996) Relationships Among Didelphid Marsupials Based on Sequence Variation in the Mitochondrial Cytochrome B Gene. *Journal of Mammalian Evolution*, **3**, 3-29.
- Pearson, R.G. (2007) Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Synthesis*. American Museum of Natural History.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. & Liu, C. (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, **27**, 285-298.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**, 102-117.
- Pennington, R.T., Lewis, G.P. and Ratter, J.A. (2006) An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation* (ed. by R. T. Pennington, G. P. Lewis and, J. A. Ratter), pp. 1-29. CRC Press Taylor & Francis Group, London.
- 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.
- Percequillo, A.R., Weksler, M. & Costa, L.P. (2011) A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **161**, 357-390.
- Pereira, L.G. & Geise, L. (2009) Non-flying mammals of Chapada Diamantina (Bahia, Brazil). *Biota Neotropica*, **9**, 185-196.

- Peterson, A.T. & Vieglais, D.A. (2001) Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience*, **51**, 363-371.
- Phillips, A.J., Anderson, R.P. & Shapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Phillips, A.J. & Dudík, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161-175.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. (1997) The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, **80**, 223-230.
- Ribas, C. C. et al. (2012) A paleobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings Biology Science*, **279**, 681-689.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (ed. por SANO, S. M. Sano & S.P. Almeida), pp. 89-166. EMBRAPA – CPAC, Planaltina.
- Rizinni, C.T. (1997) *Tratado de fitogeografia do Brasil*, 2 ed. Âmbito Cultural Edições, Rio de Janeiro.
- Salgado-Labouriau, M.L. (2005) Alguns aspectos sobre a Paleoecologia dos Cerrados. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (ed. por A. Scariot, J. C. Sousa-Silva e J. M. Felfili), pp. 107-118. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Santos-Filho, M., Silva, M.N.F. & Silva, D.J. (2001) Ocorrência da espécie *Kunsia tomentosus* (Lichtenstein, 1830), (Mammalia, Rodentia) em Unidade de Conservação. *III Simpósio Sobre Recursos Sócios Econômicos do Pantanal Um Desafio do Novo Milênio*. EMBRAPA, Corumbá, Mato Grosso do Sul. 2001. Available at: <http://www.cpap.embrapa.br/agencia/congresso/Bioticos/SANTOSFILHO-047.pdf>.
- Silva, J.M.C. (1997) Endemic bird species and conservation in the cerrado region, South America. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 435-450.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, **52**, 225-233.
- Simon, M. F. et al. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 20359-20364.
- Simon, M.F. & Proença, C. (2000) Phytogeographic patterns of *Mimosa* (Mimosoidae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: an indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biological Conservation*, **96**, 279-296.

- Siqueira, M.F., Durigan, G., de Marco Jr, P. & Peterson, A.T. (2008) Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal of Nature Conservation*, **17**, 1617-1381.
- Smith, M.F.; Patton, J.L. (1999) Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontinae rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution*, **6**, 89-128.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1-10.
- Thomé, M. T. C. et al. (2010) Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1018-1031.
- Trott, A. et al. (2007) Genetic diversity and relatedness within and between species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia; Sigmodontinae). *Brazilian Journal of Biology*, **67**, 153-160.
- Valdujo, P. H. (2011) Diversidade e distribuição da fauna de anfíbios do Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais. PhD Thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Vargas, J., Tarifa, T. & Cortez, C. (2003) Nuevo registros de *Monodelphis adusta* y *Monodelphis kunsii* (Didelphimorphia: Didelphidae) para Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, **10**, 123-131.
- de Vivo, M. & Carmignotto, A.P. (2004) Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography*, **31**, 943-957.
- Voss, R.S. & Jansa, S.A. (2009) Phylogenetic relationships and classification didelphid marsupials, and extant radiation of new world metatherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **322**, 1-177.
- Walter, B. M. T. (2006) *Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relações florísticas*. PhD Thesis, Instituto de Biociências, Universidade de Brasília, Brasília.
- Weksler, M. & Bonvicino, C. R. (2005) Taxonomy of Pigmy Rice Genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of the Brazilian Cerrado, with the Description of Two New Species. *Arquivos do Museu Nacional*, **63**, 113-130.
- Werneck, F.P. et al. (2012) Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **39**, 1695-1706.
- Werneck, F.P. et al. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on paleodistribution modeling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 272-288.
- Werneck, F.P. (2011) The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 1630-1648.

WWF. (2004) *Terrestrial Ecoregions of the World*. Version 2.0. World Wildlife Fund – US.