

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Integração morfológica e modularidade craniana em  
roedores pertencentes à família Echimyidae Gray, 1825**

**Carolline Raidan Daniel**

Vitória, ES  
Abril, 2017

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Integração morfológica e modularidade craniana em  
roedores pertencentes à família Echimyidae Gray, 1825**

**Carolline Raidan Daniel**

Orientadora: Dra Roberta Paresque  
Co-orientadora: Dra Ana Paula Aprígio Assis

Dissertação submetida ao Programa de Pós-  
Graduação em Ciências Biológicas (Biologia  
Animal) da Universidade Federal do Espírito  
Santo como requisito parcial para a obtenção  
do grau de Mestre em Biologia Animal,

Vitória, ES  
Abril, 2017

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)  
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

---

D184i Daniel, Carolline Raidan, 1993-  
Integração morfológica e modularidade craniana em  
roedores pertencentes à família Echimyidae Gray, 1825 /  
Carolline Raidan Daniel. – 2017.  
75 f. : il.

Orientador: Roberta Paresque. Coorientador:  
Ana Paula Aprígio Assis.

Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade  
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e  
Naturais.

1. Seleção natural. 2. Genética quantitativa. 3. Fenótipo. 4.  
Evolução (Biologia). 5. Caviomorpha. 6. Morfometria. I. Paresque,  
Roberta, 1978-. II. Assis, Ana Paula Aprígio. III. Universidade Federal  
do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

---

*Dedico essa dissertação ao  
meu querido Primo Bruno Raidan Gobbi*

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer primeiramente à minha família, aos meus pais Eder e Sandra e minha irmã Danielle que sempre me apoiaram durante minha formação acadêmica, reconhecendo a importância dos meus estudos para minha carreira profissional. Agradeço imensamente a todos os meus familiares.

Especialmente minha orientadora e amiga Roberta Paresque por minha formação como pesquisadora. O desenvolvimento do pensamento científico no decorrer da vida de um aluno torna-se a parte mais importante para a sua vida profissional. Tenho certeza que você se esforçou totalmente para isso, extremamente dedicada, correta, exigente, disposta, inteligente e principalmente positiva e inspiradora. Saiba que estou muito feliz por ter tido você como minha professora orientadora por todos esses anos. É difícil expressar por palavras meu respeito e admiração que tenho por você.

À minha coorientadora Ana Paula Aprígio Assis, obrigada por ser essa pessoa maravilhosa. Estou muito feliz por ter te conhecido e poder compartilhar meu trabalho com você. Obrigada por suas valiosas contribuições neste trabalho e em minha vida acadêmica. Sua dedicação e inteligência são grandes exemplos de profissional a ser seguido. Saiba que já tenho uma grande admiração pela pessoa e grande pesquisadora que você é, Agradeço imensamente pelo carinho!

À Bárbara Costa pela paciência e disponibilidade. Obrigada por seus ensinamentos, os quais foram fundamentais para a realização deste trabalho. Ao professor Gabriel Marroig pelo apoio e empréstimo do Microscribe, possibilitando o desenvolvimento deste trabalho. Ao professor Sérgio Lucena pelo apoio, disposição e por ter me acolhido em seu laboratório. Ao professor Frederico Salles e sua orientada Kamila Angeli por terem me auxiliado na confecção das imagens dos crânios.

Agradeço também o laboratório de Mastozoologia e Biogeografia da UFES (LaMaB) por terem me acolhido e sempre muito receptivos. Especialmente gostaria de agradecer uma pessoa que tenho uma grande admiração, Carol Loss, por compartilhar seus valiosos conhecimentos comigo, além do incentivo e inspiração. Agradeço também aos professores Yuri Luiz Reis Leite e Leonora Pires Costa por terem me acolhido em seus laboratórios e por toda a ajuda e prestatividade.

Durante minhas viagens para a coleta de dados, conheci pessoas maravilhosas que de alguma forma, contribuíram para este trabalho. Agradeço aos curadores de todas as coleções que visitei durante o mestrado: Gisele Lessa (Museu de Zoologia João Moojen), João Alves (Museu Nacional), Mario de Vivo (Museu de Zoologia de São Paulo), Yuri Luiz Reis Leite (Coleção de mamíferos da UFES) e ao Museu de Zoologia Mello Leitão, especialmente aos estagiários do setor da coleção zoológica Juliana Paulo da Silva e Renan Betzel. Às minhas novas amizades realizadas durante essas viagens, agradeço à Thalita Fonseca e Pollyanna Alves por tornarem minha estadia divertida e confortável.

Às minhas amigas-irmãs de infância Fernanda e Tata que me acompanham desde sempre e que foram companheiras durante minha jornada, sempre com pensamentos positivos e apoio.

Aos meus amigos que fiz durante minha graduação e que são considerados meus irmãos Patrick, Gean, Henrique, Laiza e Mylla. Obrigada por sempre estarem ao meu lado durante os momentos difíceis, sem vocês essa caminhada ia ser muito mais complicada! Obrigada por existirem na minha vida, espero um dia poder retribuir!

Às minhas amigas-irmãs da república Manu, Cecília e Wena por me acomodarem em todas as minhas vindas a São Mateus, pelos pensamentos positivos, companheirismo e por todos os perrengues que passamos juntas. Não importa o tempo que passar, sempre seremos "As Primas".

Aos meus amigos maravilhosos de laboratório Joci, Mateus, Kelli e Marcelli por tornarem nossa convivência a melhor possível, saiba que eu amo trabalhar ao lado de vocês e sou muito grata pelos conselhos e palavras de apoio.

Agradeço também às pessoas maravilhosas que conheci no mestrado, meus colegas de sala, compartilhando os momentos incríveis e nossas dificuldades durante o mestrado, Orgulho de vocês!

À FAPES pelo apoio financeiro, tornando possível a confecção desta pesquisa.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>7</b>
<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	<b>9</b>
<b>Amostras</b> .....	<b>9</b>
<b>Obtenção e tratamento dos dados</b> .....	<b>10</b>
<b>Estimativa das matrizes de covariância e correlação</b> .....	<b>15</b>
<b>Ajuste e repetibilidade das matrizes</b> .....	<b>16</b>
<b>Comparação das Matrizes de Covariância e Correlação</b> .....	<b>17</b>
<b>Divergência e similaridade entre os caracteres das matrizes de covariância,,</b>	<b>18</b>
<b>Magnitude de Integração Geral</b> .....	<b>19</b>
<b>Modularidade</b> .....	<b>19</b>
<b>Modularidade removendo a influência do tamanho</b> .....	<b>20</b>
<b>Potencial evolutivo</b> .....	<b>21</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>23</b>
<b>Normalidade e repetibilidade das medidas</b> .....	<b>23</b>
<b>Similaridade entre as matrizes de correlação e covariância</b> .....	<b>26</b>
<b>Caracteres divergentes e similares entre os grupos</b> .....	<b>30</b>
<b>Magnitude geral de integração</b> .....	<b>36</b>
<b>Modularidade</b> .....	<b>37</b>
<b>Modularidade sem a variação do tamanho,</b> .....	<b>38</b>
<b>Potencial evolutivo: flexibilidade, restrição e integração morfológica</b> .....	<b>40</b>
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>43</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>61</b>

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Número de espécimes (n) medidos para cada espécie. Assim como, o valor de machos e fêmeas presentes em cada espécie. O n amostral relacionado ao sexo está de acordo com a disponibilidade desta informação nas coleções científicas visitadas.

**Tabela 2.** Descrição dos marcadores obtidos nos crânios dos equimídeos de acordo com a figura acima. A posição sagital e bilateral representam medidas tomadas unicamente e localizadas no lado esquerdo e direito do crânio, respectivamente. Os itens sublinhados indicam marcadores não utilizados nas análises.

**Tabela 3.** Distâncias euclidianas estimadas a partir de 48 marcadores obtidos nos crânios e seus respectivos grupos funcionais/desenvolvimento.

**Tabela 4.** Representação dos valores obtidos na análise de repetibilidade das medidas para cada espécie.

**Tabela 5.** Comparação das matrizes de covariância utilizando o método *Random Skewers*. Os números na diagonal representam valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados (corrigidos) e abaixo os observados.

**Tabela 6.** Comparação das matrizes de covariância utilizando o método *Krzanowski*. Os números na diagonal representam os valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados (corrigidos) e abaixo os observados.

**Tabela 7.** Comparação das matrizes de correlação utilizando o método *Krzanowski*. Os números na diagonal representam os valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados (corrigidos) e abaixo os observados.

**Tabela 8.** Representação da estatística descritiva básica obtida para os valores observados e ajustados na comparação das matrizes de corr e cov.

**Tabela 9.** Representação da estatística descritiva básica obtida para os valores de repetibilidade das matrizes de corr e cov utilizando os métodos comparativos RS e KRZ.

**Tabela 10.** Representação dos valores obtidos a partir da análise de SRD demonstrando a proporção de divergência para cada medida.

**Tabela 11.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função. Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel.

**Tabela 12.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função para as matrizes observadas. Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel. Os valores foram calculados utilizando o índice MHI.

**Tabela 13.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função para as matrizes sem o tamanho (ajustadas). Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel. Os valores foram calculados utilizando o índice MHI.

**Tabela 14.** Valores médios obtidos para os índices de flexibilidade, restrição, integração total e porcentagem de variação no PC1, referentes ao potencial evolutivo de cada espécie.

**Tabela 15.** Representação dos valores de correlação entre os índices de Potencial evolutivo, sendo que os valores em negrito indicam correlação significativa.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Representação de como diferentes magnitudes de associação entre os caracteres X e Y pode direcionar a resposta de uma população frente a pressões seletivas ( $\beta$ ). Neste caso, a elipse vermelha representa caracteres positivamente correlacionados. Em contraste, na elipse verde os caracteres estão negativamente correlacionados e na elipse azul não possui correlação. O vetor de seleção ( $\beta$ ) está favorecendo o aumento do caráter Y. Deste modo, pode-se observar que as populações obtiveram diferentes respostas evolutivas ( $\Delta z$ ). Retirada de Assis (2016).

**Figura 2.** Representação das três vistas do crânio de *K. amblyonyx* (Dorsal, ventral e lateral) e seus respectivos marcadores geométricos. A figura A representa os módulos de desenvolvimento, sendo que a cor vermelha indica a região do módulo neurocrânio e a cor verde, o módulo viscerocrânio. As figuras B e C representam os subgrupos funcionais, sendo eles: Cor amarela: Zigomático; Cor azul: Oral; Cor verde: Nasal; Cor roxo: Base do crânio; Cor vermelho: Abóboda craniana.

**Figura 3.** Representação dos valores de similaridade de acordo com o tamanho da amostra comparado na análise de rarefação utilizando o método de comparação Random Skewers para a amostra de *T. apereoides*.

**Figura 4.** Representação dos valores de similaridade de acordo com o tamanho da amostra comparado na análise de rarefação utilizando o método de comparação Krzanowski para a amostra de *T. apereoides*.

**Figura 5.** Representação gráfica dos gradientes de similaridade ajustados entre as matrizes de covariância (A) e (B) e correlação (C) de cada grupo utilizando os métodos comparativos RS e Krz. Valores altos estão indicados pela cor vermelha sugerindo elevada semelhança no padrão de covariação. Já os valores menores estão indicados pela cor azul indicando baixa similaridade.

**Figura 6.** Representação dos scores da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos terrestres. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

**Figura 7.** Representação dos scores da análise SRD nas comparações envolvendo *E. spinosus*. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

**Figura 8.** Representação dos scores da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos arborícolas. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

**Figura 9.** Representação dos scores da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos terrestres e arborícolas. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

**Figura 10.** Representação dos índices de magnitude geral entre os caracteres do crânio gerados a partir de 10.000 reamostragens obtidas para cada grupo.

**Figura 11.** Gráfico boxplot indicando valores do índice de flexibilidade evolutiva entre os caracteres cranianos. Cada espécie é representada por uma reamostragem de 1.000 matrizes, a fim de dar confiabilidade ao índice. Pode-se observar que *K. amblyonyx* demonstrou alta flexibilidade em relação aos demais grupos.

**Figura 12.** Gráfico boxplot indicando os valores do índice de restrição evolutiva entre os caracteres cranianos. Cada espécie foi representada por uma reamostragem de 1.000 matrizes, a fim de dar confiabilidade ao índice.

## RESUMO

Os roedores pertencentes à família Echimyidae representam o grupo mais diverso entre os roedores Caviomorfos, podendo ser encontrados em todos biomas brasileiros. Este grupo é caracterizado por possuir uma alta diversidade de adaptações ecomorfológicas, que incluem hábitos semi-fossoriais, escansorial, terrestre, arbóreo e semiaquático. Frente a essa diversidade, surge uma importante questão a respeito de quais fatores estariam influenciando a disparidade morfológica desses organismos. Para investigar tais questões, este estudo foi desenvolvido fundamentado no conceito de integração morfológica, o qual se refere a interdependência de traços morfológicos na formação de um organismo. Ao avaliar a relação e a magnitude de integração entre os caracteres cranianos, é possível comparar os padrões de modularidade entre grupos de espécies, assim como, avaliar o potencial evolutivo de uma população em responder na direção da seleção natural. Alguns grupos podem apresentar os mesmos padrões de associação, mas diferir na magnitude de integração, levando a uma resposta evolutiva completamente diferente entre os táxons. Neste estudo, os padrões de integração e modularidade foram avaliados em 7 espécies de equimídeos, com diferentes estratégias ecomorfológicas, são elas: *Euryzomatomys spinosus*, *kannabateomys amblyonyx*, *Phyllomys blainvillii*, *Phyllomys pattoni*, *Proechimys roberti*, *Thrichomys apereoides* e *Trinomys paratus*. As relações entre os caracteres foram avaliadas por meio de matrizes de covariância e correlações entre os caracteres. Já a presença de módulos foi investigada através da comparação dos padrões de integração observados e as hipóteses baseadas no desenvolvimento/função compartilhada. Pode-se observar que os equimídeos compartilham um padrão de cov/corr entre os caracteres, evidenciando a constância dessas associações ao longo da evolução deste grupo. Por outro lado, a ampla variação observada na magnitude de integração pode ter sido um fator decisivo atuando na alta diversidade do grupo. Além disso, foi possível detectar a presença dos módulos nasal e zigomático em todos os grupos de acordo com as hipóteses estabelecidas a priori. O módulo oral foi detectado somente para as espécies *K. amblyonyx*, *T. apereoides* e *T. paratus*. Diferentemente dos outros grupos, apenas *T. apereoides* não apresentou o módulo da abóbada craniana. O complexo da base do crânio não foi identificado em nenhum grupo. Os padrões e magnitude de integração observados provocaram uma forte influência em como os equimídeos respondem à seleção natural. Deste modo, o potencial evolutivo foi variável entre os grupos, sendo que a espécie mais especialista em termos de dieta, *K. amblyonyx*, apresentou maior capacidade em responder na direção da seleção. Em contrapartida, *Phyllomys spp.* apresentou o menor índice de flexibilidade evolutiva. Estes resultados indicam que a evolução da diversidade dos equimídeos é marcada pela ocupação de picos evolutivos alternativos de acordo com o potencial evolutivo das espécies. Sendo assim, os dados obtidos neste estudo forneceram importantes implicações evolutivas, que permitiram preencher lacunas existentes a respeito da elevada diversidade e modos de vida presente nesta família.

*Palavras-chave:* Seleção natural, genética quantitativa, matriz de covariância fenotípica, morfometria, restrições evolutivas, Caviomorpha.

## ABSTRACT

The Echimyidae rodents are the most diverse family among the Caviomorphs rodents and are widespread in all Brazilian biomes. One of the most remarkable characteristics of this group is the wide ecomorphological diversity observed between clade members. For example, in this group there are semi-fossorial, scansorial, terrestrial, arboreal and semi-aquatic species. This high biological diversity arises questions regarding which factors influenced the high morphological disparity of these organisms. The aim of this study was to investigate such questions, grounded on morphological integration theory. Morphological integration theory refers to the interdependence of morphological traits observed in an organism. By assessing the relationship and magnitude of integration among cranial traits, it is possible to compare the patterns of modularity observed among groups of species, as well as to evaluate the evolutionary potential of a population, i.e. the capacity of a population to respond in the direction of natural selection. Some groups may exhibit the same patterns of association but differ in magnitude of integration, leading to a completely different evolutionary response between different taxa. In this study, the patterns of integration and modularity were evaluated in 7 Echimyidae species with different ecomorphological strategies: *Euryzygomatomys spinosus*, *kannabateomys amblyonyx*, *Phyllomys blainvillii*, *Phyllomys pattoni*, *Proechimys roberti*, *Thrichomys apereoides* and *Trinomys paratus*. The relationships between traits were evaluated comparing populations estimated covariance and correlations matrices. The presence of modules was investigated comparing the patterns of integration between traits and by using hypothetical matrices based on shared development/function. The results point to a common covariance and correlation pattern between equimids, supporting a constancy of these associations throughout the evolution of this group. On the other hand, a wide variation in the magnitude of integration was observed, and might have acted as an important factor on the emergence of the high diversity observed in this group. In addition, it was possible to detect the presence of the nasal and zygomatic modules in all groups, according to *a priori* established hypotheses. The oral module was detected only for the species *K. amblyonyx*, *T. apereoides* and *T. paratus*. Unlike the other species, only in *T. apereoides* we could not detect a cranial vault module. The skull base complex was not identified in any species. The observed patterns and magnitude of integration presented a strong influence on how equimids respond to natural selection. In this way, the evolutionary potential was variable between groups, with the most specialized diet species, *K. amblyonyx*, presenting a greater flexibility to respond in the direction of selection. In contrast, *Phyllomys spp.* presented the lowest rate of evolutionary flexibility. These results indicate that Echimyidae evolution was marked by the occupation of alternative evolutionary peaks according to the evolutionary potential of each species. Therefore, the data obtained in this study provided important evolutionary implications, allowing us to fill the existing gap between the high diversity and lifestyles present in this family.

*Key-words: Natural selection, quantitative genetics, phenotypic covariance matrix, morfometrics, evolutionary constraints, Caviomorpha.*

## INTRODUÇÃO

Como se dá a evolução da diversidade morfológica é um assunto amplamente discutido na literatura recente (Monteiro, Bonato & Reis, 2005; Burbrink & Pyron, 2009; Mahler et al., 2010). Um dos mecanismos propostos como responsáveis pela diversificação dos organismos é o processo de irradiação adaptativa (Gravilets & Losos, 2009). A alta taxa de divergência entre linhagens, associada a rápida especiação e diversificação morfológica definem este fenômeno (Yoder et al., 2010). Tal evento pode ser promovido através de fatores como a alta variedade de recursos disponíveis, extinção de espécies ecologicamente dominantes e a colonização de áreas não habitadas (Losos, 2010).

Desta forma, sabemos que fatores ambientais atuam como importantes pressões seletivas que promovem a diferenciação morfológica entre populações (Mahler et al., 2010; Yoder et al., 2010). Contudo, igualmente importante para determinar os padrões evolutivos em um grupo são os padrões genéticos e de desenvolvimento de uma espécie, que podem facilitar ou restringir a evolução de um caráter (Marroig & Cheverud, 2004). Além disso, inovações morfológicas podem ter consequências potenciais na história evolutiva de um grupo, podendo alterar a capacidade de um organismo de desempenhar determinada tarefa, assim como, acarretar uma diversificação posterior (Wainwright, 2007).

Dentro dessa perspectiva, uma vez que os organismos devem ser considerados como um conjunto de caracteres interdependentes entre si, nós podemos imaginar que essa interdependência influencie como cada caráter evolua ao longo do tempo. Essa interdependência constitui o conceito de integração morfológica (Olson & Miller, 1958). Apesar disso, sabe-se que a integração não é uniforme por todo o organismo, e sim está concentrada em complexos com partes altamente integradas entre si e

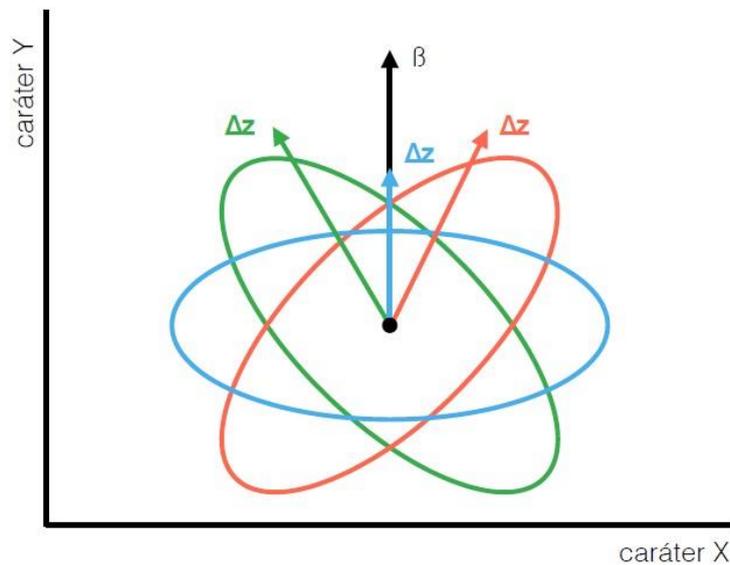
relativamente independentes de outras partes fora do complexo, sendo as partes integradas entre si denominadas módulos e o padrão resultante entre caracteres fortemente integrados e relativamente independentes conhecido como modularidade (Berg, 1960; Klingenberg, 2013). Os módulos podem ser encontrados em diferentes níveis biológicos, como por exemplo, interações entre proteínas, aminoácidos e redes regulatórias de genes (Wagner, Pavlicev & Cheverud, 2007).

A organização modular pode ser resultante de relações funcionais e/ou de desenvolvimento compartilhado entre elementos (Klingenberg, 2008). A conexão entre traços fenotípicos macroscópicos são consequentes de conexões dinâmicas associadas à arquitetura genética (Wagner, Pavlicev & Cheverud, 2007). Os mecanismos genéticos responsáveis pela formação de conjuntos de elementos morfológicos são a pleiotropia, onde um gene afeta múltiplas características e o desequilíbrio de ligação, no qual dois genes, cada um afetando um único traço, são herdados juntos (Cheverud, 1996a).

O reconhecimento empírico dos módulos ocorre de acordo com a associação entre estes caracteres, sendo expressa através do coeficiente de correlação (Olson e Miller, 1958; Berg, 1960). Assim, ao avaliar a integração morfológica, deve-se ponderar dois aspectos importantes: o padrão e a magnitude de integração e as suas consequências evolutivas (Marroig et al., 2009). Os padrões de integração se referem à relação entre os elementos morfológicos, os quais são avaliados através da covariância e correlações entre caracteres. Enquanto que a magnitude se refere à intensidade dessa associação entre os caracteres (Porto et al., 2009). Em uma perspectiva evolutiva, o grau de integração total e independência entre módulos dentro de uma estrutura pode restringir ou facilitar a resposta de um grupo frente aos processos evolutivos (ex.

seleção natural), assim como, promover a evolução coordenada de diferentes partes (Porto et al., 2009). Uma arquitetura modular pode facilitar a evolução de um organismo ao permitir mudanças evolutivas de forma alinhada à seleção, permitindo a diferenciação em um módulo sem a interferência dos outros (Marroig et al., 2009). Em contraste, a alta taxa de integração pode restringir a evolução de um organismo na mesma direção da seleção (Porto et al., 2013). A capacidade em responder de forma alinhada à seleção natural pode ser avaliada através do potencial evolutivo de uma população. Os parâmetros necessários para alcançar esse potencial constituem os índices de flexibilidade e restrição evolutiva, os quais quantificam a capacidade de uma população em responder na direção da seleção e os fatores que limitam a variação fenotípica, respectivamente (Klingenberg, 2005).

A fim de auxiliar a compreensão dos processos descritos, uma representação de como a associação entre os caracteres pode influenciar na resposta evolutiva de uma população pode ser visualizada na figura 1.



**Figura 1.** Representação de como diferentes padrões de associação entre os caracteres X e Y pode direcionar a resposta de uma população frente a pressões seletivas ( $\beta$ ). Neste caso, a elipse vermelha representa caracteres positivamente correlacionados. Em

contraste, na elipse verde os caracteres estão negativamente correlacionados e na elipse azul os dois caracteres não possuem correlação. O vetor  $\beta$  está favorecendo a seleção do caráter Y. Deste modo, pode-se observar que as populações obtiveram diferentes respostas evolutivas ( $\Delta z$ ). Retirada de Assis (2016).

Reconhecendo esses fatores, avaliar a relação entre caracteres dentro de uma estrutura torna-se uma ferramenta importante na compreensão da diversidade observada em muitos grupos. Alta correlação entre fatores ecológicos (ex. dieta) e a integração fenotípica podem gerar uma grande variação no padrão de relação entre os caracteres e consequentemente promover o aumento da variação morfológica (Goswami, 2006a). Frente a isso, os caracteres que compõem a estrutura craniana tornam-se um dos objetos mais valiosos para se avaliar os padrões de integração, pois se trata de uma estrutura extremamente complexa, englobando regiões funcionais e de desenvolvimento, as quais estão associadas a sistemas sensoriais, esqueléticos e musculares (Smith, 1997).

Estudos evolutivos fundamentados no conceito de integração morfológica estão sendo amplamente desenvolvidos utilizando a estrutura craniana de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2004; Porto et al., 2009; Mitteroecker et al., 2012; Neaux, 2016). O padrão de covariação e correlação entre os elementos cranianos permaneceu similar durante a evolução morfológica deste grupo (Porto et al., 2009). Entretanto, a magnitude geral de integração demonstrou um intervalo de valores entre diversos grupos, como os primatas do velho mundo (Oliveira, Porto & Marroig, 2009) e morcegos filostomídeos (Rossoni, 2013). De modo geral, as consequências dessa variação foram apontadas por Marroig et al. (2009), onde demonstrou-se que maiores magnitudes de integração geral estariam associadas a um menor potencial em responder na direção da seleção, sendo os mamíferos metatérios representantes de tal condição. Por outro lado, os mamíferos eutérios apresentaram menores taxa de integração, seguido de respostas mais alinhadas à

seleção,

No presente estudo, os padrões de integração morfológica craniana e suas implicações evolutivas foram comparados entre roedores pertencentes a família Echimyidae. Devido as diferenças ecomorfológicas características desta família, podemos inferir que estes padrões citados acima sofrem influência de acordo com as pressões seletivas derivadas dos diferentes ambientes ocupados pelas espécies. O grupo de estudo será caracterizado nos parágrafos abaixo.

Os equimídeos possuem aproximadamente 23 gêneros, compreendendo 90 espécies viventes. Sua distribuição estende-se ao longo da América do Sul e ilhas do Caribe (Patton et al., 2015). Esta família originou-se há aproximadamente 20-15Ma, no início do Mioceno (Uphan & Patterson, 2012). É caracterizada pela ampla diversidade ecomorfológica, incluindo espécies de hábitos semi-fossorial, escansorial, terrestre, arborícola e semi-aquático, assim como uma variedade ampla no tamanho corpóreo (Patton et al., 2015). De acordo com a datação molecular, assume-se que os primeiros equimídeos possuíam hábitos terrestres, e os outros tipos ecomorfológicos surgiram simultaneamente na metade do Mioceno, por volta de 14,3 Ma (Fabre et al., 2017). A divergência de habitat foi sugerida como o fator principal que impulsionou a divergência morfológica e a condição arbórea pode ter sido uma inovação chave na história evolutiva dos equimídeos (Fabre et al., 2017).

Esta família têm sido objeto de muitos estudos a fim de compreender a evolução e as relações filogenéticas dentro deste grupo (Leite, 2003; Carvalho & Salles, 2004; Galewski et al., 2005; Uphan & Patterson, 2012; Fabre et al., 2013). Tais estudos indicam que os equimídeos formam um grupo monofilético e que múltiplos eventos vicariantes e de dispersão que ocorreram entre o leste brasileiro e áreas de floresta Amazônica tiveram um importante papel na diversificação deste grupo. Fatores como a alta taxa de especiação, elevado nível de caracteres morfológicos homoplásicos

e taxas heterogêneas de evolução molecular, contribuíram para a elevada complexidade evolutiva deste grupo (Fabre et al., 2013).

Estudos envolvendo técnicas de morfometria craniana também foram amplamente desenvolvidos no intuito de identificar possíveis discontinuidades intraespecíficas (Monteiro, Lessa & Abe, 1999; Monteiro, Duarte & Reis, 2003; Reis et al., 2002; Silva, 2014). Apesar disso, conhecemos pouco sobre como os padrões de integração morfológica estão estruturados nos equimídeos, sendo que sua grande diversidade ecomorfológica os torna um ótimo grupo estudo, no que diz respeito a alta taxa de diversidade e complexa história evolutiva. Além disso, os estudos existentes estão concentrados na região da mandíbula (Monteiro, Bonato & Reis, 2005) ou possuem uma abordagem mais abrangente, preocupando-se com grupos taxonômicos mais elevados, como por exemplo, os roedores Caviomorfos (Porto et al., 2009; Álvarez, Perez & Verzi, 2015).

Apesar da grande contribuição destes trabalhos para o conhecimento desta família, ainda existem lacunas a serem preenchidas no intuito de explicar a elevada diversidade ecomorfológica observada. Frente a esse cenário, a avaliação de como os caracteres estão relacionados dentro da estrutura craniana dos equimídeos e as consequências evolutivas dessas associações, torna-se o objetivo central deste estudo.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Amostras

Foram avaliados 404 indivíduos distribuídos entre 7 espécies, sendo elas: *Euryzomatomys spinosus* (Fischer, 1814), a qual possui hábito semi-fossorial, *Kannabateomys amblyonyx* (Wagner, 1845), *Phyllomys blainvillii* (Jourdan, 1837), *Phyllomys pattoni* (Emmons, Leite, Kock, e Costa, 2002), as quais possuem hábito arborícola, e as espécies de hábito terrestre, *Proechimys roberti* (Thomas, 1901), *Thrichomys apereoides* (Lund, 1839) e *Trinomys paratus* (Moojen, 1948) (tabela 1). Tais espécies foram escolhidas no intuito de englobar diferentes estados ecomorfológicos, assim como, maior número de espécimes disponíveis em coleções científicas.

Dados como localidade e sexo foram obtidos a partir das etiquetas fornecidas pelas coleções. Somente indivíduos adultos foram medidos nesse estudo (as classes etárias foram avaliadas e identificadas de acordo com estudos do desgaste da série molar disponíveis para cada espécie). A literatura empregada na identificação da série ontogenética de cada espécie pode ser visualizada na tabela 1. Espécimes com crânios danificados foram excluídos da amostra. A listagem com a identificação do museu de cada espécime por espécie pode ser visualizada no apêndice A1.

As coleções científicas visitadas foram: Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (Santa Teresa-ES), Museu Nacional (Rio de Janeiro-RJ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (São Paulo-SP), Museu de Zoologia João Moojen (Viçosa-ES) e Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo (Vitória-ES).

**Tabela 1.** Número de espécimes (n) medidos para cada espécie. Assim como, o valor de machos e fêmeas presentes em cada espécie. O n amostral relacionado ao sexo está de acordo com a disponibilidade desta informação nas coleções científicas visitadas.

Subfamília	Espécie	Classificação etária	N Fêmeas	N Machos	Total
Euryzomatomyinae	<i>Euryzomatomys spinosus</i>	Bezerra & Oliveira, 2010	4	16	34
Echimyinae	<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	Silva, 2014	27	20	67
Echimyinae	<i>Phyllomys blainvillii</i>	Leite, 2003	25	11	44
Echimyinae	<i>Phyllomys pattoni</i>	Leite, 2003	12	9	28
Echimyinae	<i>Proechimys roberti</i>	Malcolm, 1992	20	30	82
Echimyinae	<i>Thrichomys apereoides</i>	Monteiro, Lessa & Abe, 1999	43	34	90
Echimyinae	<i>Trinomys paratus</i>	Malcolm, 1992	28	30	59
<b>Total</b>			<b>159</b>	<b>150</b>	<b>404</b>

## Obtenção e tratamento dos dados

O crânio de cada espécime foi digitalizado duas vezes utilizando um digitalizador 3D (MX-Microscribe ®). Em cada crânio foram obtidos 48 marcadores (figura 2) (tabela 2). A partir de somente 30 marcadores, foram estimadas 35 distâncias euclidianas, as quais foram agrupadas dentro de 7 subgrupos funcionais/desenvolvimento (tabela 3). Nos crânios com partes quebradas, foram obtidas as medidas da porção sem danos. Para todas as análises descritas a seguir foi utilizado o ambiente de programação R (R Development Core Team, 2010), com exceção da correlação entre os índices, onde foi utilizado o programa estatístico SPSS Statistic v. 17.0.

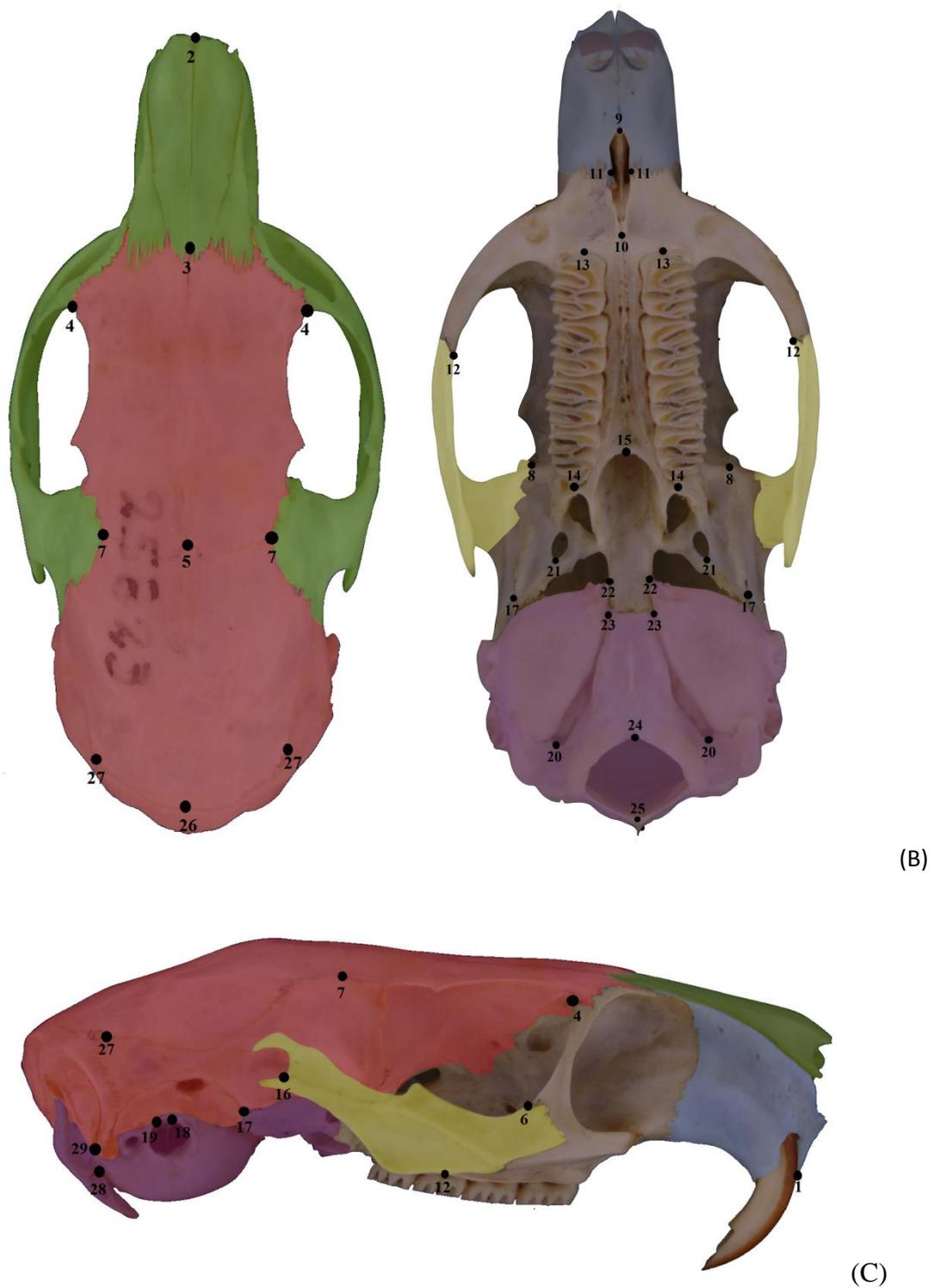
Para cada uma das 35 distâncias euclidianas foram obtidos as seguintes estatísticas descritivas: média, desvio padrão, coeficiente de variação, valores máximo e mínimo, para todas as espécies a partir do conjunto total de variáveis. O erro de mensuração foi avaliado através do cálculo de repetibilidade, uma vez que cada crânio

foi medido duas vezes. Frente a isso, espera-se que a porcentagem da variação esteja atribuída principalmente à diferença entre os espécimes e não entre a primeira e a segunda medida. Nesse caso, foi utilizado o cálculo desenvolvido por Lessels & Boag (1987), onde a variância dentro (diferentes medições do mesmo espécime) e entre (diferentes espécimes) cada grupo é avaliada através dos quadrados médios de uma tabela de ANOVA:

$$r = \frac{S_A^2}{S^2 + s_A^2}$$

Nesse caso  $S_A^2$  representa a variância entre os grupos e  $S^2$  é a variância dentro do grupo. Caso a repetibilidade demonstre valores elevados, a média entre a primeira e segunda medida poderá ser utilizada com confiança para todas as análises subsequentes. Estatísticas descritivas (média, desvio padrão e mediana) também foram calculadas para cada grupo de acordo com os valores de repetibilidade.

Possíveis valores discrepantes presentes na amostra (denominados *outliers*) também foram identificados através da análise *stem and leaf* (Tukey, 1977). Neste caso, foram avaliados se os valores atípicos observados estariam associados a uma possível variação natural ou ao erro de mensuração.



**Figura 2.** Representação das três vistas do crânio de *K. amblyonyx* (Dorsal, ventral e lateral) e seus respectivos marcadores geométricos. (A) representa os módulos de desenvolvimento, sendo que a cor vermelha indica a região do módulo neurocrânio e a cor verde, o módulo viscerocrânio. (B) e (C) representam os subgrupos funcionais, sendo eles: Amarelo: Zigomático; Azul: Oral; Verde: Nasal; Roxo: Base do crânio; Vermelho: Abóboda craniana.

**Tabela 2.** Descrição dos marcadores obtidos nos crânios dos equimídeos de acordo com a figura acima. A posição sagital e bilateral representam medidas tomadas unicamente e localizadas no lado esquerdo e direito do crânio, respectivamente. Os itens sublinhados indicam marcadores não utilizados nas análises.

<b>Pontos</b>	<b>Posição</b>	<b>Descrição</b>	
1	IS	SAGITAL	Interincisivo superior
2	NSL	SAGITAL	Extremidade rostral do osso nasal
3	NA	SAGITAL	Extremidade caudal do osso nasal (junção com o osso frontal)
4	<u>LC</u>	BILATERAL	Sutura entre o frontal e o Malar
5	BR	SAGITAL	“Bregma” – sutura entre o frontal e o parietal (posição medial)
6	ZS	BILATERAL	Zigomaxilar superior
7	PT	BILATERAL	Sutura entre o frontal e o parietal
8	TSP	BILATERAL	Sutura entre o temporal, o esfenoidal e o frontal
9	<u>FIA</u>	SAGITAL	Extremidade anterior do forame incisivo
10	<u>FIP</u>	SAGITAL	Extremidade posterior do forame incisivo
11	PM	BILATERAL	Sutura pré-maxila-maxila
12	ZI	BILATERAL	Zigomaxilar inferior
13	<u>M1</u>	BILATERAL	Primeiro molar
14	MT	BILATERAL	Tuberosidade maxilar– caudal ao terceiro molar
15	PNS	SAGITAL	Espinha caudal do nasal
16	ZYGO	BILATERAL	Sutura entre o zigomático e o temporal
17	TS	BILATERAL	Sutura entre o temporal e o esfenoidal
18	EAM	BILATERAL	Meato auditivo externo rostral
19	<u>PEAM</u>	BILATERAL	Ponto posterior do final da projeção externa do meato auditivo
20	JP	BILATERAL	Processo jugular
21	<u>FO</u>	BILATERAL	Forâmen oval
22	<u>BAS</u>	BILATERAL	Ponto de contato da bula auditiva com o basisfenóide
23	<u>APET</u>	BILATERAL	Petrous temporal
24	BA	SAGITAL	“Basion” – ponto ventral do forame magno
25	OPI	SAGITAL	“Opisthion” – ponto dorsal do forame magno
26	LD	SAGITAL	Ponto médio de encontro entre supraoccipital e parietal
27	AS	BILATERAL	“Asterion” – sutura entre o parietal e o occipital
28	<u>PLS</u>	BILATERAL	Extremidade ventral da ponta do processo lateral do supraoccipital,
29	<u>BAP</u>	BILATERAL	Contato da porção póstero-superior da bula auditiva com os processos mastóide e supra-occipital,

**Tabela 3.** Distâncias euclidianas estimadas a partir de 48 marcadores obtidos nos crânios e seus respectivos grupos funcionais/desenvolvimento.

<b>Distância</b>	<b>Subregião funcional</b>	<b>Região</b>
IS-PM	Oral	Face
IS-NSL	Nasal	Face
IS-PNS	Oral/Nasal	Face
PM-ZS	Oral	Face
PM-ZI	Oral	Face
PM-MT	Oral	Face
NSL-NA	Nasal	Face
NSL-ZS	Nasal	Face
NSL-ZI	Oral/Nasal	Face
NA-BR	Abóbada craniana	Neurocrânio
NA-PNS	Nasal	Face
BR-PT	Abóbada craniana	Neurocrânio
BR-APET	Abóbada craniana	Neurocrânio
PT-APET	Abóbada craniana	Neurocrânio
PT-BA	Abóbada craniana	Neurocrânio
PT-EAM	Abóbada craniana	Neurocrânio
PT-ZYGO	Zigomático	Face
PT-TSP	Abóbada craniana/Zigomático	Neurocrânio/Face
ZS-ZI	Oral/zigomático	Face
ZI-MT	Oral	Face
ZI-ZYGO	Zigomático	Face
ZI-TSP	Zigomático	Face
MT-PNS	Oral	Face
PNS-APET	Base do crânio	Neurocrânio
APET-BA	Base do crânio	Neurocrânio
APET-TS	Base do crânio	Neurocrânio
BA-EAM	Base do crânio	Neurocrânio
EAM-ZYGO	Zigomático	Face
ZYGO-TSP	Zigomático	Face
LD-AS	Abóbada craniana	Neurocrânio
BR-LD	Abóbada craniana	Neurocrânio
OPI-LD	Abóbada craniana	Neurocrânio
PT-AS	Abóbada craniana	Neurocrânio
JP-AS	Base do crânio	Neurocrânio
BA-OPI	Base do crânio	Neurocrânio

## **Estimativa das matrizes de covariância e correlação**

Para a obtenção das matrizes de covariância (cov) e correlação (corr) foram utilizadas as matrizes com 35 distâncias euclidianas obtidas a partir dos marcadores cranianos de cada espécie. Para tanto, foi necessário averiguar possíveis variações intra-específicas como ontogenia, dimorfismo sexual e geográfica para determinar quais efeitos deveriam ser controlados, dado que não eram de imediato interesse nas análises. Ao controlar para tais efeitos tem-se certeza de que a variação restante em cada população não apresenta influência de diferentes fontes de variações existentes dentro das populações naturais (tais como dimorfismo sexual ou ontogenia), sendo portanto, toda atribuída a arquitetura genética compartilhada. Essas discontinuidades foram investigadas através de uma análise multivariada de variância (MANOVA), considerando significativo um valor de  $p < 0,05$ . Devido ao tamanho amostral e informações disponíveis, foi possível avaliar discontinuidades para todas as espécies abordadas. Nos casos onde efeitos foram controlados, foram utilizados os resíduos da MANOVA para a estimativa das matrizes de covariância e correlação.

Dado essas avaliações, a variação ontogenética e geográfica foi controlada para as espécies *P. roberti* e *T. apereoides*. Já *P. blainvillii* e *P. pattoni* foram agrupadas no intuito de aumentar a robustez da amostra, e por isso, a diferença entre as espécies e variações ao longo da geografia, foram controladas. As espécies agrupadas serão referidas como *Phyllomys spp* no decorrer desta dissertação.

## Ajuste e repetibilidade das matrizes

Para avaliar o grau de similaridade entre duas matrizes é necessário levarmos em conta o erro associado ao processo de amostragem, o que faz com que a correlação máxima entre duas matrizes nunca seja igual a 1. Com isso, a repetibilidade da matriz permite avaliar o nível de similaridade observada de acordo com o tamanho amostral (Cheverud, 1996b). Este ajuste é calculado através de um método de reamostragem com reposição dos resíduos dos modelos lineares de cada população (Marroig & Cheverud, 2001). Nesse caso a correlação ajustada ( $r_{adj}$ ) será dada como:

$$r_{adj} = \frac{r_{obs}}{\sqrt{t_1 t_2}}$$

Onde  $r_{obs}$  representa o valor de correlação entre duas matrizes observadas,  $t_1$  e  $t_2$  representam a repetibilidade de cada matriz em comparação.

Foi realizada uma análise de rarefação utilizando a matriz de covariância da espécie *T. apereoides*, dado que esta possui o maior número de amostras (n=80), com o intuito de verificar o impacto do tamanho amostral entre estimativas das matrizes de corr/cov. Essa abordagem difere da repetibilidade pois disponibiliza os valores médios de correlação a partir de reamostragens de uma mesma população em diferentes tamanhos amostrais. Este método calcula matrizes baseadas em reamostragens aleatórias de diferentes tamanhos geradas a partir da amostra original. Cada matriz obtida foi comparada com a original utilizando os métodos Random Skeweres (RS) (Marroig & Cheverud, 2001) e Krzanowski (KRZ) (Krzanowski, 1979) e o valor de correlação entre elas foi estimado. Frente a isso, foi possível avaliar a relação do tamanho amostral com os valores de correlação, constituindo mais um parâmetro na avaliação do impacto da amostragem na similaridade entre os grupos.

## Comparação das Matrizes de Covariância e Correlação

O grau de similaridade entre as matrizes de covariância foi obtido por meio do método das Adagas Aleatórias (*Random Skewers* ou *RS*). Este método é baseado na equação de resposta multivariada à seleção (Lande, 1979), onde são simulados vetores aleatórios de seleção natural sobre as matrizes e são comparadas suas respostas através da correlação dos pares de vetores resultantes normalizados (cosseno do ângulo). A equação de resposta à seleção é definida como (Lande, 1979):

$$\Delta z = \mathbf{G}\beta$$

Onde  $\Delta z$  representa a resposta à seleção em relação ao vetor de seleção aplicado à matriz ( $\beta$ ),  $\mathbf{G}$  representa a matriz de covariância genética aditiva, a qual nesse estudo foi substituída pela matriz fenotípica ( $\mathbf{P}$ ). Essa substituição só é possível devido a conjectura estabelecida por Cheverud (1988) de similaridade entre os padrões de covariância genética e fenotípica. Neste caso, defende-se que os fatores genéticos e ambientais, responsáveis pela variação fenotípica, estariam atuando de maneira similar no crescimento e desenvolvimento dos indivíduos. Por fim,  $\beta$  representa o vetor de seleção, onde as matrizes de covariância serão multiplicadas 10.000 vezes por esses vetores aleatórios possuindo o mesmo número de elementos contidos nas matrizes.

As matrizes de correlação e de covariância também foram comparadas através do método de projeção de Krzanowski. Esta ferramenta permite a comparação de duas matrizes calculando os ângulos entre os pares de eixos ortogonais correspondentes (Componentes Principais, CPs) em um subespaço de dimensionalidade  $k$  (onde  $k$  contém os primeiros 16 dos 35CP's extraídos para cada matriz observada). É importante determinar que a representação dos valores passa a ser vetorial, pois serão avaliados vários caracteres. Essa técnica resulta em uma matriz de projeção  $S$ , representando os

cossenos dos ângulos mínimos entre um grupo de vetores da matriz **A** que mais se aproxima do outro de vetores no subespaço da matriz **B**. A matriz **S** pode ser definida como:

$$S = A^T B B^T A$$

Onde A seria os 16 CP's extraídos da primeira matriz e B seria os 16 CP's extraídos da segunda matriz. A razão da soma dos autovalores da matriz **S** pelo valor máximo de dimensões utilizadas (nesse caso, k=16) determinará o índice de similaridade (Marroig et al., 2010). Este resultado pode ser interpretado como quanto mais próximo de 0 mais dissimilares as matrizes serão. Por outro lado, quanto mais próximo de 1 maior será a similaridade entre as matrizes.

### **Divergência e similaridade entre os caracteres das matrizes de covariância**

Os métodos utilizados anteriormente são capazes de informar o grau de similaridade entre as matrizes, porém os resultados obtidos não apontam em quais caracteres encontram-se as diferenças e semelhanças. Frente a isso, foi realizada uma análise de decomposição de respostas à seleção (SRD, do inglês *Selection Response decomposition*), a fim de detectar quais caracteres apresentam mais discontinuidades entre as espécies. Este método é considerado como uma extensão do RS, onde consiste na multiplicação das matrizes de covariância por 10.000 vetores de seleção aleatórios, onde os vetores respostas ( $\Delta z$ ) serão decompostos em seus subcomponentes, tornando possível avaliar diferenças e semelhanças entre todos os caracteres separadamente. Com isso, a similaridade entre as respostas é obtida através da correlação entre os vetores, possibilitando avaliar os traços que mais divergiram entre os grupos. Quanto maior a

similaridade entre os caracteres, maior será o valor médio de SRD e a variância será menor. Em contraste, alta divergência entre os traços implica em um menor valor médio de SRD e variância elevada. Sabe-se que o valor resultante pode variar de 0 a 1 de acordo com a proporção na qual um caráter aparece como divergente nas análises. Sendo assim, valores próximos de 1 representam traços com alta divergência em todas as comparações.

## **Magnitude de Integração Geral**

A magnitude de integração geral craniana foi obtida através do cálculo do coeficiente de determinação médio ( $r^2$ ), gerado a partir das matrizes de correlação. Este coeficiente representa a média dos coeficientes de correlação elevados ao quadrado, e representa o nível global de integração entre todos os caracteres do crânio (Marroig et al., 2009). A fim de realizar um intervalo de confiança para as estimativas de  $r^2$ , realizei uma reamostragem por Monte-Carlo das matrizes de correlação para cada espécie a partir das matrizes de covariância. O coeficiente  $r^2$  foi calculado para 1000 matrizes de correlação geradas para cada espécie e os valores de integração total contidos em 95% da distribuição foram avaliados. É importante ressaltar que este índice é independente da escala, o que permite avaliar grupos com diferentes tamanhos (Porto et al., 2009).

## **Modularidade**

A estrutura de um organismo tende a ser formada por um conjunto complexo de caracteres extremamente integrados, denominados módulos, os quais estariam relativamente independentes de caracteres fora deste complexo (Klingenberg, 2013). No intuito de testar a presença destes módulos no crânio dos roedores equimídeos, foram

utilizadas as hipóteses já desenvolvidas em estudos com mamíferos (Porto et al., 2009; Shirai & Marroig, 2010; Costa, 2013) baseadas em relações de desenvolvimento/função entre os caracteres (tabela 3). Foram testados cinco subgrupos funcionais hipotéticos. Já as hipóteses neurocrânio e face foram testadas a fim de avaliar regiões de desenvolvimento, visto que esses grupos são resultantes de diferentes processos ontogenéticos.

Para tal atividade, foi desenvolvida uma matriz teórica onde os números 1 e 0 foram inseridos, representando os caracteres presentes dentro e fora do módulo, respectivamente. A matriz com os módulos hipotéticos foi correlacionada com as matrizes de correlação para cada espécie utilizando o teste de correlação de matriz e a significância foi dada através de um teste de Mantel. Uma correlação significativa entre estas matrizes implica na existência de um determinado módulo na população. Também foi avaliada a relação entre os valores de correlação dentro (AVG +) e fora do módulo (AVG -) para as matrizes com e sem tamanho. A razão  $AVG+/AVG-$ , denominado como índice de modularidade, representa a força de associação existente dentro do módulo comparada com a associação dos caracteres fora deste módulo (Melo et al., 2015).

### **Modularidade removendo a influência do tamanho**

Sabe-se que o fator de variação no tamanho possui uma grande influência na associação entre os caracteres de uma estrutura. Devido a isso, a detecção dos módulos entre os caracteres subjacentes pode ser obscurecida (Costa, 2013; Porto et al., 2013).

Frente a este problema, a presença de módulos foi novamente avaliada removendo o efeito do tamanho alométrico nas matrizes de correlação. Deste modo, foi

obtido para cada matriz de covariância original um único autovetor relacionado ao tamanho utilizando o método de componente principal. O vetor alométrico foi identificado através da avaliação dos valores apresentados nos componentes principais das matrizes de covariância de cada espécie. Em todos os casos, os autovetores do primeiro componente apresentaram valores orientados na mesma direção da variação e, com isso, foram associados ao tamanho. Deste modo, as matrizes de correlação foram novamente obtidas, porém baseadas nas matrizes de covariância com o vetor alométrico removido. Com isso, as matrizes de correlação sem o efeito do tamanho foram comparadas às matrizes com os módulos hipotéticos. As matrizes residuais geralmente apresentam valores negativos para caracteres não integrados (AVG-) e não permitem o uso da razão AVG+/AVG- como ferramenta para a detecção dos módulos. Devido a isso, o índice de modularidade sem tamanho foi calculado através da diferença absoluta entre AVG+ e AVG- dividido pelo coeficiente de magnitude geral de integração ( $r^2$ ). Este índice resulta em valores positivos permitindo avaliar a presença de módulos sem o efeito do tamanho. A fim de verificarmos as mudanças atribuídas a remoção do vetor alométrico, foi obtido o índice de modularidade para as matrizes sem a remoção do tamanho através do método utilizado nesta seção.

## **Potencial evolutivo**

O potencial evolutivo consiste na capacidade de um táxon em responder de forma alinhada na direção em que a seleção está operando. Este potencial pode ser obtido através de um método associado à equação de resposta multivariada à seleção (Lande, 1979), utilizando uma técnica semelhante a *Random Skewers*. Para isso, foram utilizadas as matrizes de covariância na obtenção dos índices. Neste caso, as matrizes

foram multiplicadas por 10,000 vetores aleatórios de seleção ( $\beta$ ). Sendo que cada vetor possui o mesmo número de elementos contidos nas matrizes (35 distâncias). Após a obtenção dos vetores resposta de cada grupo aos vetores de seleção, foi calculado o índice de flexibilidade evolutiva através da correlação média (cosseno do ângulo) entre os 10,000 vetores  $\beta$  e os vetores respostas de uma matriz. Desta forma, uma maior proximidade entre os vetores implica em alta flexibilidade. Os índices de restrição evolutiva também foram calculados através da média das correlações dos vetores de resposta e o primeiro componente principal da matriz. Este primeiro componente principal foi conceituado como sendo a "linha de maior resistência evolutiva" (Schluter, 1996), pois nele se concentra a maior variação contida na matriz. Estes índices foram estimados através de uma reamostragem de 1000 matrizes de covariância para cada grupo.

Após a obtenção dos índices de potencial evolutivo, estes foram correlacionados com a porcentagem de variação observada no primeiro componente e ao índice de integração morfológica ( $r^2$ ), a fim de verificar como estes componentes estão relacionados entre si.

## RESULTADOS

### Normalidade e repetibilidade das medidas

O conjunto de dados apresentou uma distribuição normal para todas as variáveis. Os indivíduos associados a valores discrepantes foram retirados da amostra, sendo que erro de mensuração foi o principal fator para a presença de *outliers* nos dados.

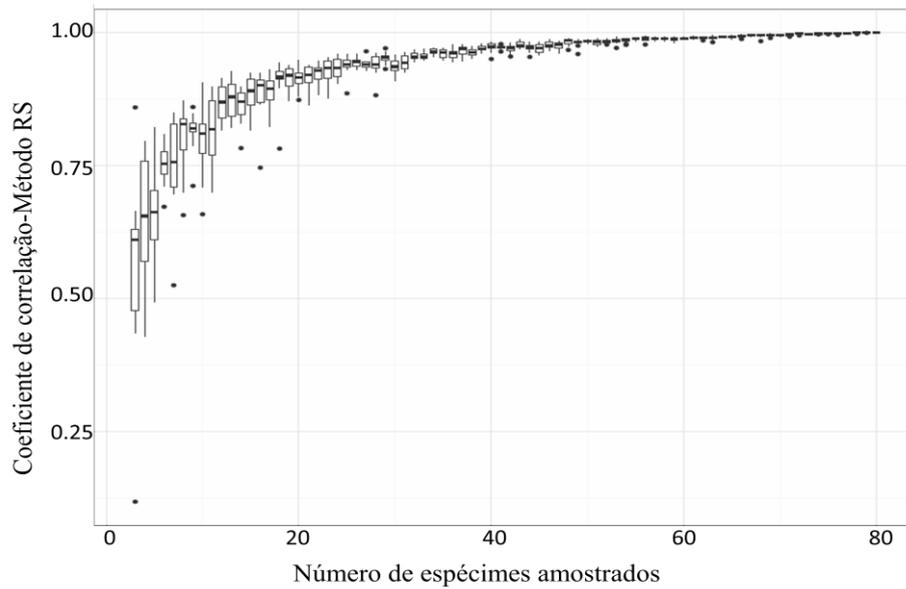
Todas as espécies demonstraram valores elevados de repetibilidade para a maioria das medidas (tabela 4). A repetibilidade teve uma média geral de 0.96 e teve o valor mínimo de 0.57 e máximo de 0.99, demonstrando que o erro associado entre a primeira e a segunda medição foi mínimo e não interferiu na interpretação dos resultados subsequentes. Os menores valores de repetibilidade estão associados a medida MT-PNS, a qual apresentou o valor mais baixo de 0.57, seguida da medida LD-AS com valor 0.66. Ambas medidas pertencentes a espécie *E. spinosus* (n=32).

Com isso, devido aos valores de repetibilidade, em geral, apresentarem-se elevados, foi possível utilizar a média entre a primeira e a segunda medição com confiabilidade para a obtenção dos resultados que serão apresentados a seguir.

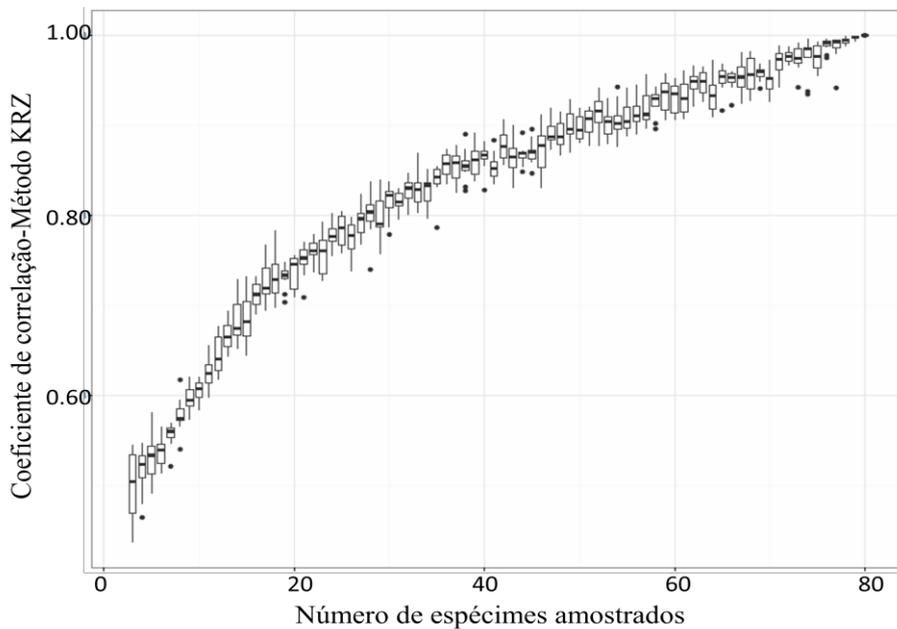
O resultado da análise de rarefação com todos os tamanhos amostrais possíveis pode ser visualizado nas figuras 3 e 4. As médias de correlação estimadas utilizando o método de RS a partir de 60 indivíduos demonstram uma alta similaridade (em torno de 0.98) em comparação com a matriz original contendo 80 indivíduos. O método KRZ apresentou resultado semelhante, onde, os valores mais altos de similaridade (aproximadamente 0.93) foram obtidos a partir de 60-70 indivíduos. Em geral, os valores de similaridade foram elevados (>0.80) a partir das comparações acima de 30 amostras para as duas comparações.

**Tabela 4.** Representação dos valores obtidos na análise de repetibilidade das medidas para cada espécie.

	<b>Repetibilidade</b>						
	<i>E. spinosus</i>	<i>K. amblyonyx</i>	<i>P. blainvillii</i>	<i>P. pattoni</i>	<i>P. roberti</i>	<i>T. apereoides</i>	<i>T. paratus</i>
<b>IS.PM</b>	0.92	0.98	0.96	0.99	0.99	0.98	0.96
<b>IS.NSL</b>	0.89	0.98	0.97	0.98	0.98	0.97	0.96
<b>IS.PNS</b>	0.93	0.99	0.97	0.99	0.98	0.98	0.98
<b>PM.ZS</b>	0.94	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98
<b>PM.ZI</b>	0.98	0.99	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98
<b>PM.MT</b>	0.96	0.99	0.96	0.99	0.99	0.97	0.97
<b>NSL.NA</b>	0.97	0.99	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98
<b>NSL.ZS</b>	0.94	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
<b>NSL.ZI</b>	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99
<b>NA.BR</b>	0.96	0.99	0.98	0.98	0.99	0.99	0.96
<b>NA.PNS</b>	0.99	0.99	0.97	0.99	0.99	0.99	0.98
<b>BR.PT</b>	0.92	0.99	0.97	0.98	0.98	0.97	0.97
<b>BR.APET</b>	0.97	0.99	0.98	0.99	0.99	0.98	0.98
<b>PT.APET</b>	0.98	0.99	0.98	0.99	0.98	0.99	0.98
<b>PT.BA</b>	0.98	0.99	0.97	0.99	0.99	0.99	0.98
<b>PT.EAM</b>	0.96	0.98	0.97	0.97	0.98	0.98	0.97
<b>PT.ZYGO</b>	0.98	0.98	0.96	0.97	0.97	0.97	0.96
<b>PT.TSP</b>	0.91	0.98	0.95	0.98	0.98	0.98	0.97
<b>ZS.ZI</b>	0.97	0.99	0.97	0.99	0.98	0.98	0.98
<b>ZI.MT</b>	0.88	0.98	0.97	0.97	0.94	0.97	0.96
<b>ZI.ZYGO</b>	0.93	0.99	0.98	0.98	0.99	0.98	0.98
<b>ZI.TSP</b>	0.96	0.99	0.97	0.98	0.99	0.98	0.98
<b>MT.PNS</b>	0.57	0.97	0.94	0.94	0.96	0.90	0.93
<b>PNS.APET</b>	0.97	0.99	0.96	0.98	0.98	0.98	0.97
<b>APET.BA</b>	0.85	0.97	0.95	0.94	0.96	0.95	0.94
<b>APET.TS</b>	0.94	0.95	0.97	0.97	0.93	0.96	0.95
<b>BA.EAM</b>	0.97	0.98	0.94	0.99	0.98	0.98	0.98
<b>EAM.ZYGO</b>	0.79	0.97	0.95	0.97	0.97	0.96	0.96
<b>ZYGO.TSP</b>	0.97	0.98	0.97	0.98	0.98	0.97	0.98
<b>LD.AS</b>	0.66	0.98	0.97	0.97	0.98	0.98	0.98
<b>BR.LD</b>	0.97	0.98	0.97	0.97	0.98	0.99	0.98
<b>OPL.LD</b>	0.97	0.98	0.92	0.97	0.99	0.97	0.98
<b>PT.AS</b>	0.95	0.99	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98
<b>JP.AS</b>	0.93	0.98	0.97	0.99	0.98	0.96	0.98
<b>BA.OPI</b>	0.90	0.94	0.90	0.87	0.93	0.93	0.96
<b>BA.OPL.Z</b>	0.92	0.96	0.91	0.91	0.91	0.99	0.97
<b>FIA.FIP</b>	0.84	0.97	0.93	0.98	0.98	0.96	0.92
<b>PMe.PMd</b>	0.93	0.92	0.71	0.88	0.99	0.95	0.89
<b>MT.MI</b>	0.80	0.98	0.97	0.98	0.98	0.94	0.95
<b>LC.ZS</b>	0.98	0.98	0.98	0.99	0.99	0.98	0.98
<b>PT.LC</b>	0.96	0.98	0.95	0.97	0.97	0.97	0.98
<b>NA.LC</b>	0.88	0.98	0.97	0.96	0.99	0.99	0.97



**Figura 3.** Representação dos valores de similaridade de acordo com o tamanho da amostra comparado na análise de rarefação utilizando o método de comparação Random Skewers para a amostra de *T. apereoides*.



**Figura 4.** Representação dos valores de similaridade de acordo com o tamanho da amostra comparado na análise de rarefação utilizando o método de comparação Krzanowski para a amostra de *T. apereoides*.

## Similaridade entre as Matrizes de correlação e covariância

As matrizes de correlação e covariância foram estimadas com confiança, uma vez que os valores de repetibilidade para cada matriz foram elevados, apresentando valores acima de 0.79. O menor valor obtido foi atribuído a *E. spinosus* em todos os métodos comparativos, sendo que esta espécie é caracterizada pelo menor número amostral em relação aos outros grupos (n=32). Já os valores mais altos de repetibilidade, utilizando o método de RS para as matrizes de covariância, estão associados às espécies *P. roberti* e *T. apereoides*, ambas apresentando valor de 0.96 (tabela 5). Por outro lado, utilizando o método Krz para as matrizes de covariância, *Phyllomys spp.* apresentou o maior valor de 0.90 (tabela 6). *K. amblyonyx* e *Phyllomys spp.* apresentaram maiores valores de repetibilidade em relação as matrizes de correlação utilizando o método Krz (tabela 7).

Em geral, as matrizes demonstram-se similares entre todos os grupos, evidenciando um padrão de covariação e correlação compartilhado. Foram obtidos os valores de similaridade observados e ajustados (correção utilizando as repetibilidades das matrizes) para as matrizes de correlação e covariância. Utilizando o método RS, o maior valor de similaridade nas matrizes de covariância ajustadas foi de 0.94 entre *T. apereoides* e *T. paratus*. Em contraste, o menor valor foi de 0.79 entre *E. spinosus* e *T. apereoides* (tabela 5, figura 5A). Já o maior valor de similaridade utilizando o método Krz nas matrizes de covariância ajustadas foi de 0.87 entre *T. apereoides* e *T. paratus* e o menor valor foi de 0.76 entre *E. spinosus* e *K. amblyonyx* (tabela 6, figura 5B). Por outro lado, comparando as matrizes de correlação ajustadas, o maior valor de similaridade foi de 0.84 entre *K. amblyonyx* e *Phyllomys spp.* utilizando o método Krz. O menor valor foi de 0,77 entre *E. spinosus* e *K. amblyonyx* (tabela 7, figura 5C). A fim de resumir os resultados obtidos nas comparações de matrizes, obtive as estatísticas descritivas básicas (valores mínimos, máximos, médias e desvio-padrão) para todos os métodos utilizados de comparação das matrizes entre espécies (tabelas 8 e 9).

**Tabela 5.** Comparação das matrizes de covariância utilizando o método *Random Skewers*. Os números na diagonal representam valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados pelas repositibilidades das matrizes (corrigidos) e abaixo os observados.

<b>Comparação Matriz de Covariância- Método <i>RandomSkewers</i></b>						
	<i>Euryzgomatomys</i>	<i>Kannabateomys</i>	<i>Phyllomys spp.</i>	<i>Proechimys</i>	<i>Thrichomys</i>	<i>Trinomys</i>
<i>Euryzgomatomys</i>	<b>0.90</b>	0.82	0.83	0.82	0.79	0.80
<i>Kannabateomys</i>	0.76	<b>0.94</b>	0.88	0.88	0.89	0.89
<i>Phyllomys spp.</i>	0.78	0.84	<b>0.95</b>	0.91	0.89	0.87
<i>Proechimys</i>	0.76	0.83	0.87	<b>0.96</b>	0.93	0.93
<i>Thrichomys</i>	0.73	0.85	0.86	0.90	<b>0.96</b>	0.94
<i>Trinomys</i>	0.74	0.84	0.82	0.88	0.90	<b>0.94</b>

**Tabela 6.** Comparação das matrizes de covariância utilizando o método *Krzanowski*. Os valores na diagonal representam os valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados (corrigidos) e abaixo os observados.

<b>Comparação Matriz de Covariância- Método <i>Krzanowski</i></b>						
	<i>Euryzgomatomys</i>	<i>Kannabateomys</i>	<i>Phyllomys spp.</i>	<i>Proechimys</i>	<i>Thrichomys</i>	<i>Trinomys</i>
<i>Euryzgomatomys</i>	<b>0.81</b>	0.76	0.78	0.81	0.77	0.82
<i>Kannabateomys</i>	0.65	<b>0.89</b>	0.82	0.81	0.81	0.80
<i>Phyllomys spp.</i>	0.67	0.74	<b>0.90</b>	0.83	0.84	0.81
<i>Proechimys</i>	0.69	0.72	0.74	<b>0.89</b>	0.84	0.84
<i>Thrichomys</i>	0.65	0.73	0.75	0.75	<b>0.88</b>	0.87
<i>Trinomys</i>	0.69	0.72	0.72	0.74	0.77	<b>0.88</b>

**Tabela 7.** Comparação das matrizes de correlação utilizando o método *Krzanowski*. Os valores na diagonal representam os valores de repetibilidade para cada matriz. Os valores acima da diagonal são os ajustados (corrigidos) e abaixo os observados.

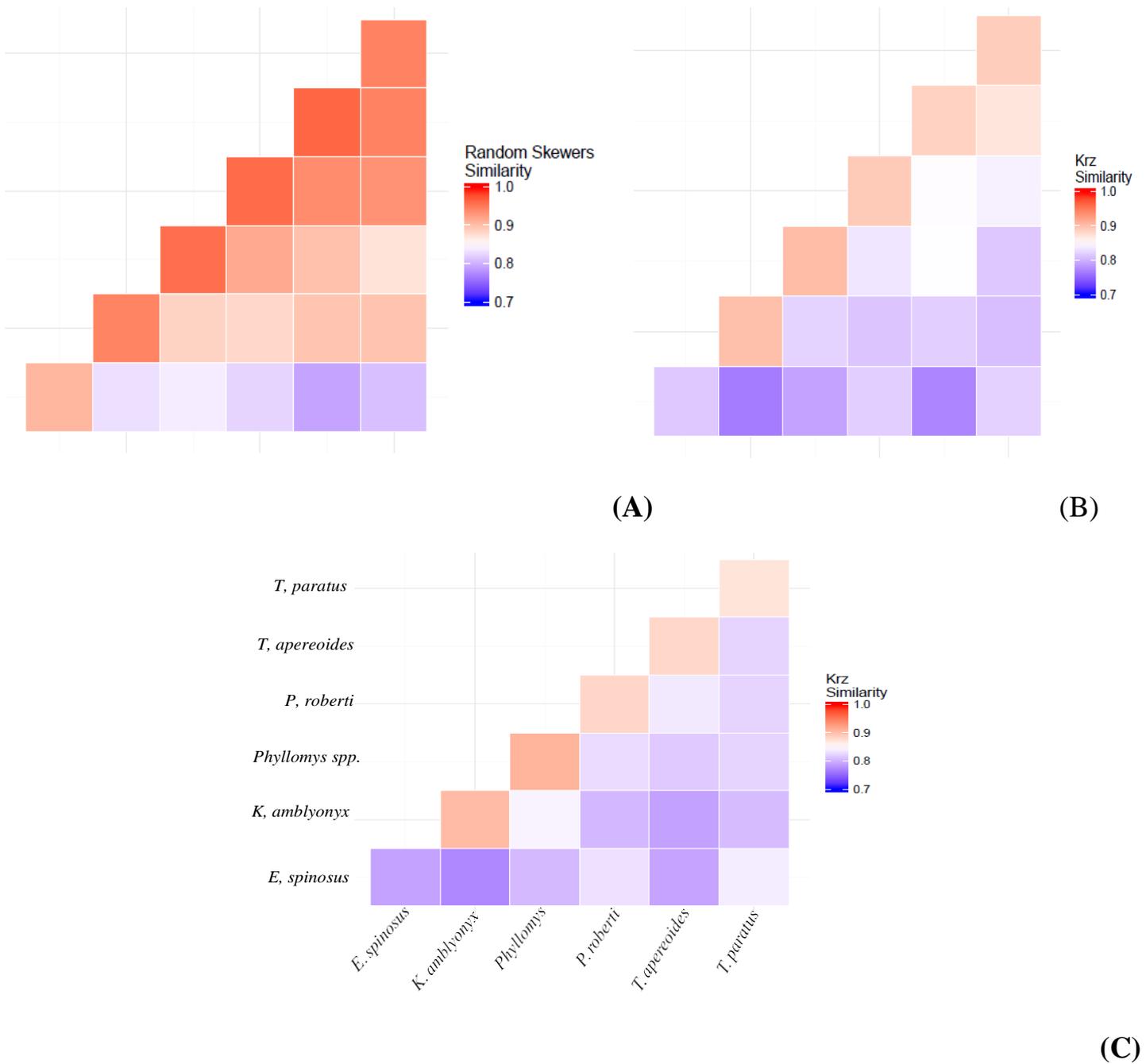
<b>Comparação Matriz de Correlação- Método <i>Krzanowski</i></b>						
	<i>Euryzgomatomys</i>	<i>Kannabateomys</i>	<i>Phyllomys spp.</i>	<i>Proechimys</i>	<i>Thrichomys</i>	<i>Trinomys</i>
<i>Euryzgomatomys</i>	<b>0.79</b>	0.77	0.80	0.83	0.79	0.83
<i>Kannabateomys</i>	0.65	<b>0.90</b>	0.84	0.80	0.78	0.80
<i>Phyllomys spp.</i>	0.68	0.76	<b>0.90</b>	0.82	0.81	0.82
<i>Proechimys</i>	0.69	0.71	0.74	<b>0.88</b>	0.83	0.82
<i>Thrichomys</i>	0.65	0.70	0.72	0.73	<b>0.88</b>	0.82
<i>Trinomys</i>	0.69	0.71	0.73	0.72	0.72	<b>0.87</b>

**Tabela 8.** Representação da estatística descritiva básica obtida para os valores observados e ajustados na comparação das matrizes de corr e cov entre as diferentes espécies analisadas.

<b>Descritivas-Similaridade entre Matrizes</b>						
<b>Matrizes</b>	<b>KRZ (cov)</b>		<b>RS (cov)</b>		<b>KRZ (corr)</b>	
	Observado	Ajustado	Observado	Ajustado	Observado	Ajustado
<b>Mín</b>	0.65	0.76	0.73	0.79	0.65	0.77
<b>Máx</b>	0.77	0.87	0.90	0.93	0.76	0.84
<b>Média</b>	0.72	0.81	0.82	0.87	0.71	0.81
<b>Desvio-padrão</b>	0.03	0.02	0.05	0.04	0.03	0.02

**Tabela 9.** Representação da estatística descritiva básica obtida para os valores de repetibilidade das matrizes de corr e cov utilizando os métodos comparativos RS e KRZ.

<b>Descritivas- Repetibilidade das matrizes</b>			
<b>Matrizes</b>	<b>KRZ (cov)</b>	<b>RS (cov)</b>	<b>KRZ (corr)</b>
<b>Mín</b>	0.81	0.90	0.79
<b>Máx</b>	0.90	0.96	0.90
<b>Média</b>	0.88	0.94	0.87
<b>Desvio-padrão</b>	0.03	0.02	0.04



**Figura 5.** Representação gráfica dos valores de similaridade ajustados entre as matrizes de covariância (A e B) e correlação (C) de cada grupo utilizando os métodos comparativos RS e Krz. Valores altos estão indicados pela cor vermelha sugerindo elevada semelhança no padrão de covariação. Já os valores menores estão indicados pela cor azul indicando baixa similaridade no padrão de covariação entre as matrizes.

## Caracteres divergentes e similares entre os grupos

O índice de divergência entre todos os caracteres demonstrou que as medidas APET-TS, BA-OPI, BR-PT e MT-PNS foram as mais divergentes entre os grupos, apresentando os maiores valores de SRD nas comparações par a par. As distâncias BR-PT e MT-PNS foram divergentes entre todas as comparações interespecíficas (tabela 10). Essas medidas estão relacionadas às regiões da abóbada craniana e à base do crânio, respectivamente. Por outro lado, as distâncias que não foram divergentes em nenhuma comparação foram: região oral (IS-PM, PM-ZS, PM-ZI, PM-MT), região nasal (IS-NSL, NSL-NA, NSL-ZS e NA-PNS), região oral/nasal (IS-PNS e NSL-ZI), região da abóbada craniana (BR- APET, PT-BA, PT-EAM, BR-LD e PT-AS), região zigomática (PT-ZYGO, ZI-ZYGO e ZI-TSP) e região da base do crânio (PNS-APET e BA-EAM).

De acordo com as análises comparativas entre as espécies, pode-se observar que os grupos terrestres compartilharam a maior semelhança nos caracteres do crânio, apresentando coeficientes de similaridade acima de 0.9 (figura 6). A comparação entre as espécies neste grupo mostrou que os caracteres mais divergentes foram associados à região da base do crânio (BA-OPI e MT-PNS) e da abóbada craniana (BR-PT). As distâncias OPI-LD e LD-AS, referentes a região da abóbada craniana, foram divergentes somente nas comparações envolvendo *T. paratus*.

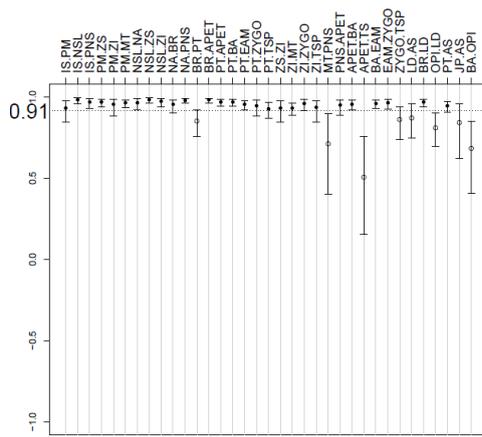
Por outro lado, em todas as comparações par a par, os menores valores de similaridade foram encontrados quando envolviam *E. spinosus* nas comparações. Esta espécie se diferenciou nas regiões da abóbada craniana (NA-BR e BR-PT), base do crânio (APET-TS, BA-OPI e MT-PNS) e zigomática (EAM-ZYGO e ZYGO-TSP), em relação tanto aos grupos das espécies terrestres quanto aos arborícolas. O menor valor de similaridade foi de 0.76, observado entre *T. paratus* e *E. spinosus* (figura 7).

Os grupos dos indivíduos arborícolas (*K. amblyonyx* e *Phyllomys spp.*) apresentaram valores medianos em todas as comparações par a par (figura 8), sendo que os caracteres mais divergentes estão nas regiões da abóbada craniana (BR-PT), base do crânio (MT-PNS, BA-OPI e APET-TS) e zigomática (ZS-ZI).

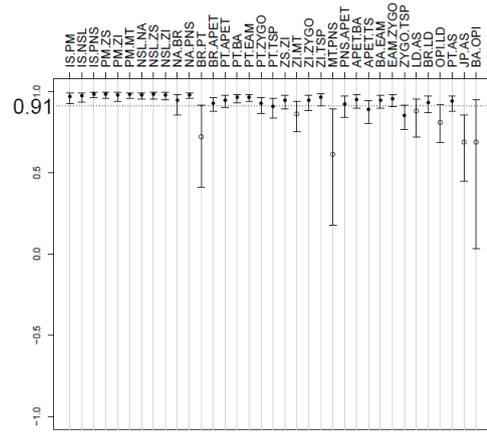
Em relação às comparações entre os grupos arborícolas e terrestres, *Phyllomys spp.* apresentou o mesmo padrão de caracteres divergentes entre *T. paratus*, *T. apereoides* e *P. roberti* (figura 9). Nesta comparação, a maior dissimilaridade está concentrada nas regiões da base do crânio (MT-PNS e BAOPI) e abóbada craniana (BR-PT). Em contrapartida, quando comparados *K. amblyonyx* com as espécies terrestres, a maior divergência situa-se nas regiões oral (ZS-ZI), abóbada craniana (BR-PT) e base do crânio (BA-OPI, APET-TS e MT-PNS).

**Tabela 10.** Representação dos valores obtidos a partir da análise de SRD demonstrando a proporção de divergência para cada medida.

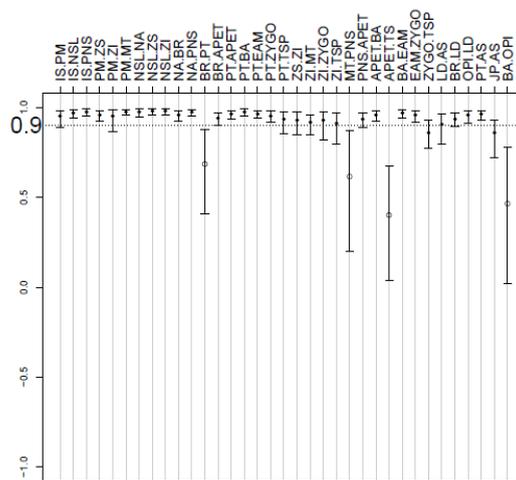
Análise de decomposição de resposta à seleção											
<b>IS.PM</b>	<b>IS.NSL</b>	<b>IS.PNS</b>	<b>PM.ZS</b>	<b>PM.ZI</b>	<b>PM.MT</b>	<b>NSL.NA</b>	<b>NSL.ZS</b>	<b>NSL.ZI</b>	<b>NA.PNS</b>	<b>BR.APET</b>	<b>PT,APET</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>PT.BA</b>	<b>PT.EAM</b>	<b>PT.ZYGO</b>	<b>ZI.ZYGO</b>	<b>ZI.TSP</b>	<b>PNS.APET</b>	<b>BA.EAM</b>	<b>BR.LD</b>	<b>PT.AS</b>	<b>ZI.MT</b>	<b>PT.TSP</b>	<b>OPI,LD</b>
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0.13	0.13
<b>NA.BR</b>	<b>ZS.ZI</b>	<b>APET.BA</b>	<b>ZYGO.TSP</b>	<b>EAM.ZYGO</b>	<b>LD.AS</b>	<b>JP.AS</b>	<b>APET.TS</b>	<b>BA.OPI</b>	<b>BR.PT</b>	<b>MT.PNS</b>	
0.33	0.33	0.33	0.40	0.46	0.46	0.46	0.93	0.93	1	1	



(A) *P. roberti* x *T. paratus*

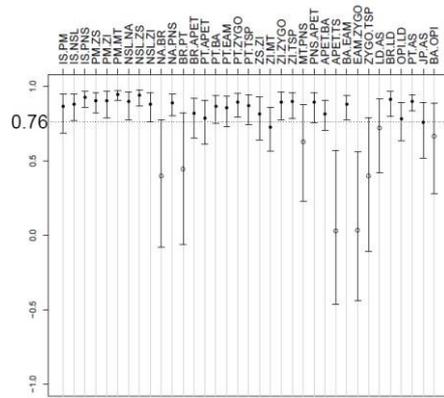


(B) *T. paratus* x *T. apereoides*

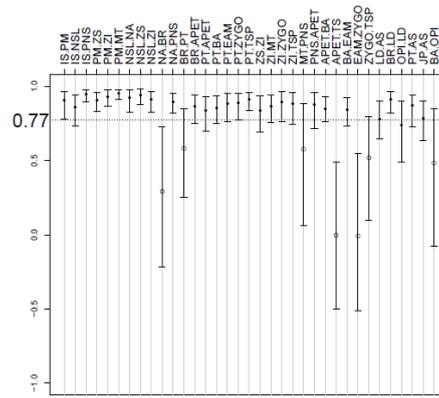


(C) *P. roberti* x *T. apereoides*

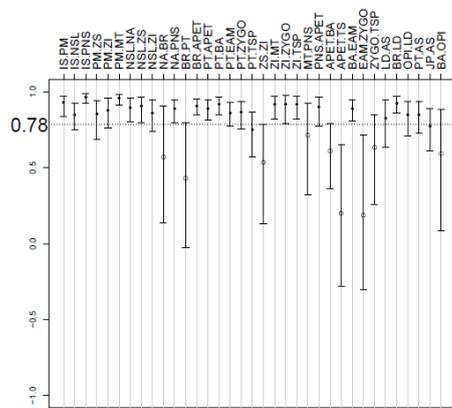
**Figura 6.** Representação dos *scores* da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos terrestres. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.



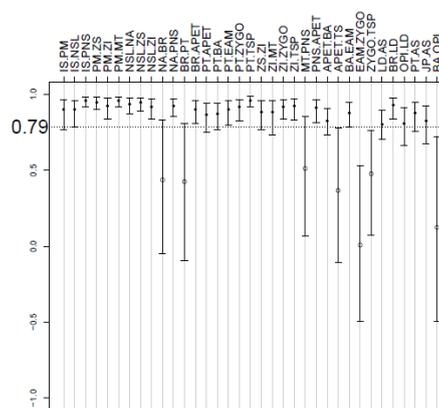
(A) *T. paratus* x *E. spinosus*



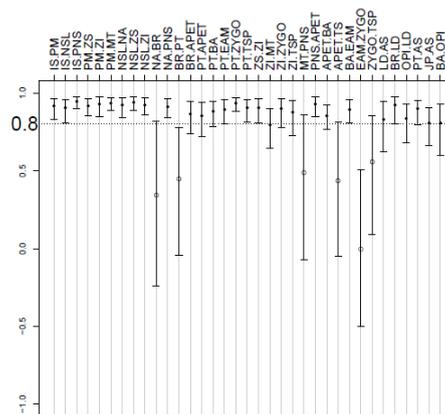
(B) *T. apereoides* x *E. spinosus*



(C) *E. spinosus* x *K. amblyonyx*

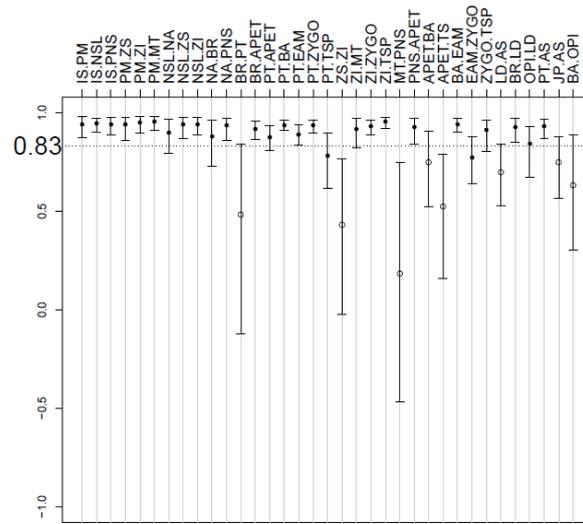


(D) *E. spinosus* x *Phyllomys* spp.



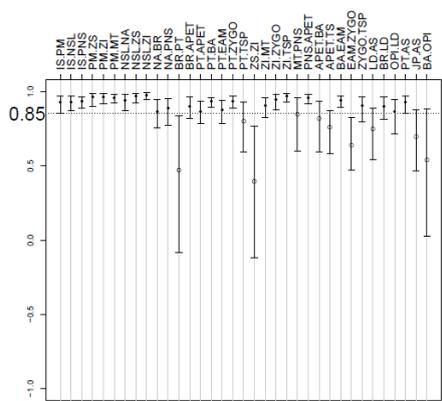
(E) *E. spinosus* x *P. roberti*

**Figura 7.** Representação dos *scores* da análise SRD nas comparações envolvendo *E. spinosus*. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

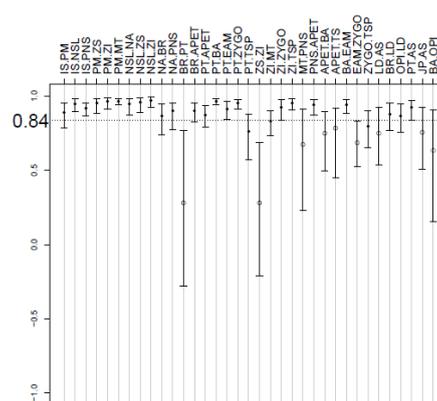


(A) *K. amblyonyx* x *Phyllomys* spp.

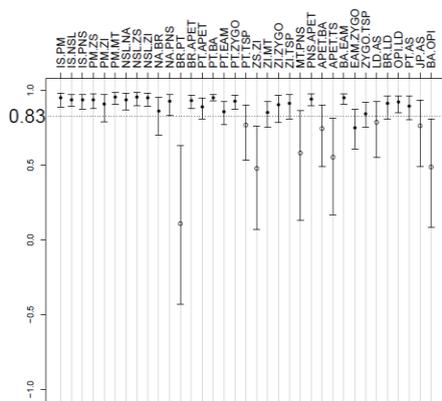
**Figura 8.** Representação dos *scores* da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos arborícolas. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.



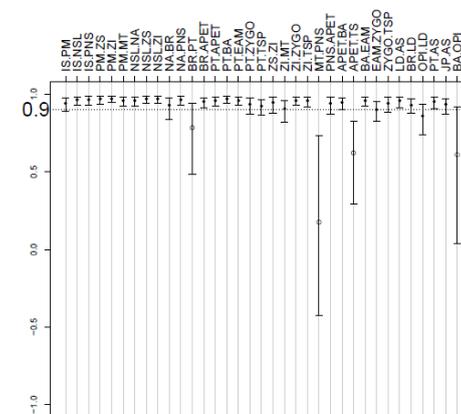
(A) *K. amblyonyx* x *T. apereoides*



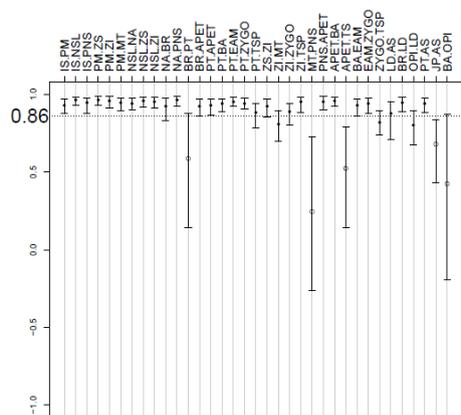
(B) *K. amblyonyx* x *T. paratus*



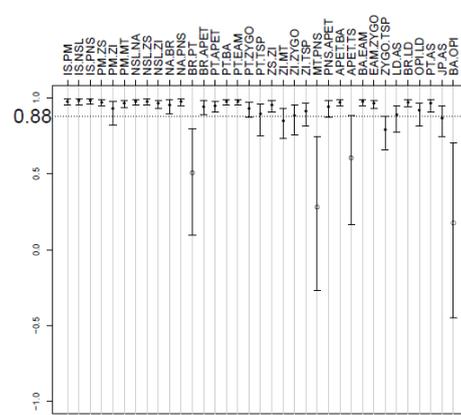
(C) *K. amblyonyx* x *P. roberti*



(D) *Phyllomys* spp. x *T. apereoides*



(E) *Phyllomys* spp. x *T. paratus*

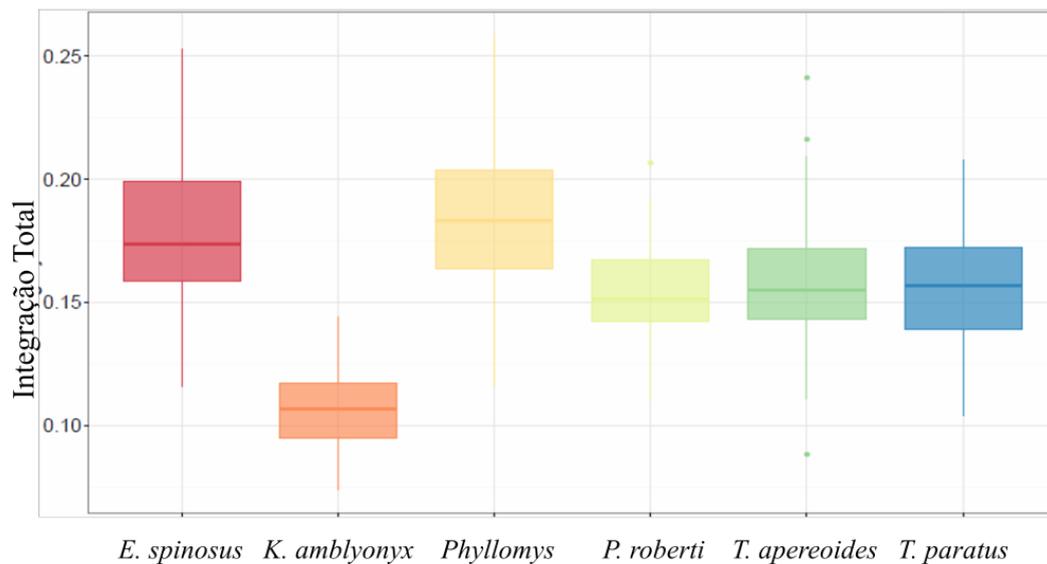


(F) *Phyllomys* spp. x *P. roberti*

**Figura 9.** Representação dos *scores* da análise SRD nas comparações envolvendo os grupos terrestres e arborícolas. Os valores de média e desvio padrão estão representados para as 35 medidas cranianas. A linha pontilhada representa a média geral da SRD.

## Magnitude geral de integração

O intervalo de valores de integração geral craniana obtidos para 1.000 reamostragens podem ser visualizados na figura 10. Em geral, a magnitude de integração teve uma média de 0.14. *E. spinosus* e *Phyllomys spp.* apresentaram os maiores valores de integração total do crânio. Em contrapartida, *K. amblyonyx* apresentou o menor valor de integração em relação aos demais. O grupo das espécies terrestres, envolvendo as espécies *P. roberti*, *T. apereoides* e *T. paratus* apresentaram valores de  $r^2$  intermediários e similares entre si.



**Figura 10.** Representação dos índices de magnitude geral entre os caracteres do crânio gerados a partir de 1.000 reamostragens obtidas para cada grupo.

## Modularidade

As hipóteses de desenvolvimento e função foram testadas através do índice de modularidade (Razão AVG+/AVG-) (tabela 11). O subgrupo funcional que demonstrou estar presente entre todas as espécies foi o nasal, sendo que *T. apereoides* mostrou o índice mais elevado com valor de 2.31 e *Phyllomys spp.* o menor valor de 2.01. O módulo oral demonstrou estar presente nas espécies *K. amblyonyx*, a qual apresentou o índice com maior valor 1.74, *T. apereoides*, apresentando o menor valor de 1.55 e *T. paratus* com 1.59. Os outros grupos funcionais como abóbada craniana, zigomático e base do crânio não foram detectados nessa avaliação, apresentando valores não significativos. Em relação aos grupos de desenvolvimento, somente *T. apereoides* e *T. paratus* apresentaram o módulo na região da face.

**Tabela 11.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função. Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel.

Modularidade Razão AVG+/AVG-								
Espécies	Oral	Nasal	Abóbada craniana	Zigomático	Base do crânio	Neurocrânio	Face	Distinção modular
<i>Euryzgomatomys spinosus</i>	1.70	<b>2.26</b>	1.36	0.98	0.36	0.99	1.45	<b>1.39</b>
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	<b>1.74</b>	<b>2.22</b>	1.16	0.96	0.29	0.87	1.42	<b>1.25</b>
<i>Phyllomys spp.</i>	1.28	<b>2.01</b>	1.07	0.94	0.44	0.85	1.26	<b>1.09</b>
<i>Proechimys roberti</i>	1.13	<b>2.22</b>	1.17	0.94	0.45	0.91	1.12	1.04
<i>Thrichomys apereoides</i>	<b>1.55</b>	<b>2.31</b>	0.84	0.96	0.56	0.74	<b>1.41</b>	<b>1.11</b>
<i>Trinomys paratus</i>	<b>1.59</b>	<b>2.18</b>	0.89	1.04	0.85	0.85	<b>1.38</b>	<b>1.19</b>

## **Modularidade sem variação de tamanho**

As matrizes hipotéticas foram correlacionadas com as matrizes observadas (correlação bruta) e residuais (sem a variação de tamanho) (tabelas 12 e 13). Um número maior de módulos, englobando regiões diferentes, foram constatados utilizando as matrizes residuais em comparação ao método empregando a razão AVG+/AVG- com as matrizes brutas.

Após a remoção do tamanho, o módulo da região zigomática foi detectado para todas as espécies, apresentando valores significativos para o teste de mantel em todos os casos. O maior valor de 0.97 foi atribuído a *K. amblyonyx*, já o menor valor de 0.45 está relacionado a *Phyllomys spp.*

O módulo referente a região da abóbada craniana foi encontrado em todas as espécies, exceto para *T. apereoides*. O maior índice observado foi atribuído a *K. amblyonyx*, possuindo valor de 1.79. Por outro lado, o menor valor foi de 0.48 associado a *Phyllomys spp.*

Em relação ao subgrupo relacionado ao desenvolvimento compartilhado, a região do neurocrânio foi detectada para todos os grupos. O mesmo padrão foi observado em relação aos outros módulos, onde *K. amblyonyx* apresentou o maior índice de 1.22 e *Phyllomys spp.* o menor valor de 0.30.

**Tabela 12.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função para as matrizes observadas. Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel. Os valores foram calculados utilizando a razão entre a diferença absoluta entre AVG+ e AVG- e o  $r^2$  (índice de magnitude geral crânio).

Modularidade com variação de tamanho - Matriz observada								
Espécies	Oral	Nasal	Abóboda craniana	Zigomático	Base do crânio	Neurocrânio	Face	Distinção modular
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	1.14	<b>2.06</b>	0.59	-0.02	-1.08	-0.00	0.67	<b>0.54</b>
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	<b>1.70</b>	<b>2.81</b>	0.39	-0.07	-1.68	-0.30	<b>0.89</b>	<b>0.52</b>
<i>Phyllomys spp.</i>	0.55	<b>1.93</b>	0.14	-0.11	-1.09	-0.29	0.47	0.18
<i>Proechimys roberti</i>	0.27	<b>2.49</b>	0.36	-0.12	-1.16	-0.18	0.26	0.08
<i>Thrichomys apereoides</i>	0.27	<b>2.50</b>	0.36	-0.12	-1.17	-0.18	0.26	0.08
<i>Trinomys paratus</i>	<b>1.27</b>	<b>2.48</b>	-0.23	0.10	-0.31	-0.33	<b>0.75</b>	<b>0.37</b>

**Tabela 13.** Índices de modularidade obtidos de acordo com as hipóteses de desenvolvimento/função para as matrizes sem o tamanho (ajustadas). Em negrito estão os valores significativos para o teste de Mantel. Os valores foram calculados utilizando a razão entre a diferença absoluta entre AVG+ e AVG- e o  $r^2$  (índice de magnitude geral crânio).

Modularidade sem variação de tamanho - Matriz residual								
Espécies	Oral	Nasal	Abóboda craniana	Zigomático	Base do crânio	Neurocrânio	Face	Distinção modular
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	0.70	0.35	<b>0.57</b>	<b>0.93</b>	0.54	<b>0.66</b>	<b>0.58</b>	<b>0.94</b>
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	-0.22	-0.84	<b>1.79</b>	<b>0.97</b>	-0.48	<b>1.22</b>	-0.43	<b>0.51</b>
<i>Phyllomys spp.</i>	0.02	-0.55	<b>0.48</b>	<b>0.45</b>	-0.13	<b>0.30</b>	0.00	<b>0.21</b>
<i>Proechimys roberti</i>	-0.46	-0.30	<b>0.67</b>	<b>0.71</b>	0.51	<b>0.70</b>	-0.40	0.16
<i>Thrichomys apereoides</i>	-0.32	-0.48	0.53	<b>0.89</b>	0.14	<b>0.49</b>	-0.23	0.16
<i>Trinomys paratus</i>	0.29	-0.01	<b>0.87</b>	<b>0.85</b>	0.99	<b>0.98</b>	-0.26	<b>0.47</b>

## Potencial evolutivo: flexibilidade, restrição e integração morfológica

A fim de avaliar o potencial evolutivo de cada grupo, isto é o potencial de responder à seleção natural, foram obtidos os índices de flexibilidade e restrição evolutiva, integração morfológica ( $r^2$ ), assim como a porcentagem de variação explicada pelo primeiro componente principal para cada espécie (CP1) (tabela 14).

Em relação ao índice de flexibilidade, *K. amblyonyx* demonstrou ser a espécie mais flexível em responder na direção da seleção, apresentando um valor médio de 0.46. Em contraste, *E. spinosus* e *Phyllomys spp.* apresentaram os menores valores de flexibilidade, sendo 0.37 e 0.38, respectivamente. É importante ressaltar que os valores intermediários foram constatados para às espécies terrestres, as quais mostraram respostas similares aos vetores de seleção (figura 11).

O índice de restrição evolutiva apresentou valores inversos à flexibilidade. Neste caso, *E. spinosus* e *T. apereoides* obtiveram os valores maiores de restrição, sendo 0.83 e 0.84, respectivamente. Já o menor valor foi associado à espécie *K. amblyonyx*, com o valor médio de 0.70 (figura 12).

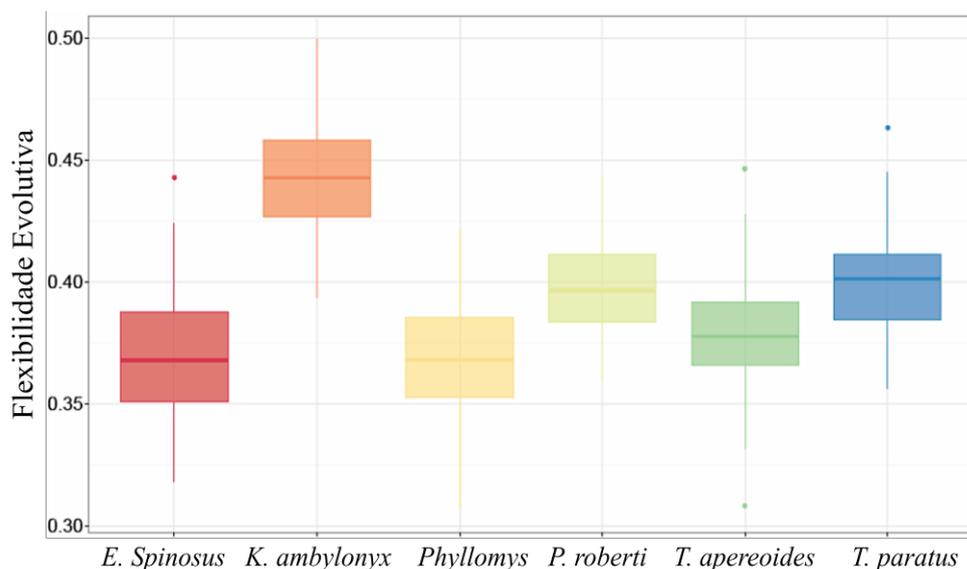
Em relação ao índice de porcentagem de variação associada ao primeiro componente, *Phyllomys spp.* apresentaram o maior valor de 53%. Já *K. amblyonyx* demonstrou ser a espécie com a menor concentração de variação no PC1, apresentando apenas 37%.

Os valores de correlação entre os índices demonstraram que a flexibilidade está correlacionada negativamente com os valores de restrição,  $r^2$  e porcentagem no CP1 (tabela 15). Já o índice de restrição revelou estar positivamente relacionado ao grau de variação explicada pelo CP1. Por outro lado, a restrição não revelou uma relação significativa com  $r^2$ . Nas comparações envolvendo os índices  $r^2$  e porcentagem de

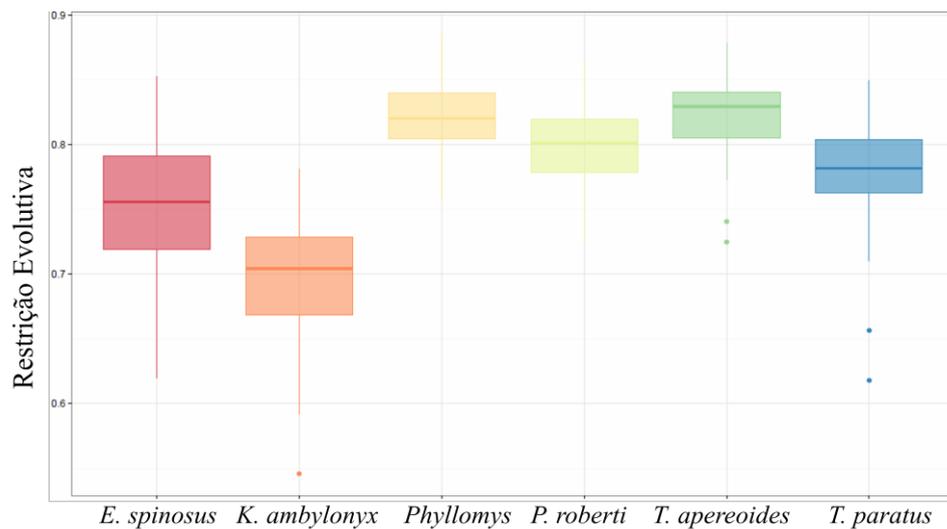
variação no PC1, os valores de correlação apresentaram-se correlacionados de forma positiva.

**Tabela 14.** Valores médios obtidos para os índices de flexibilidade, restrição, integração total e porcentagem de variação no PC1, referentes ao potencial evolutivo de cada espécie.

Índices Potencial evolutivo				
	%PC1	Flexibilidade	Restrição	R <sup>2</sup>
<i>Euryzomatomys spinosus</i>	48	0.38	0.78	0.16
<i>Kannabateomys amblyonyx</i>	37	0.46	0.70	0.09
<i>Phyllomys spp.</i>	53	0.37	0.83	0.17
<i>Proechimys roberti</i>	48	0.40	0.79	0.14
<i>Thrichomys apereoides</i>	52	0.38	0.84	0.14
<i>Trinomys paratus</i>	46	0.41	0.79	0.14



**Figura 11.** Gráfico boxplot indicando valores do índice de flexibilidade evolutiva entre os caracteres cranianos. Cada espécie é representada por uma reamostragem de 1.000 matrizes, a fim de estimar os intervalos de confiança dos índices. Pode-se observar que *K. amblyonyx* demonstrou alta flexibilidade em relação aos demais grupos.



**Figura 12.** Gráfico boxplot indicando os valores do índice de restrição evolutiva entre os caracteres cranianos. Cada espécie foi representada por uma reamostragem de 1.000 matrizes, a fim de estimar os intervalos de confiança dos índices.

**Tabela 15.** Representação dos valores de correlação entre os índices de Potencial evolutivo, sendo que os valores em negrito indicam correlação significativa.

<b>Correlação de Pearson- Índices de Potencial evolutivo</b>				
	Flexibilidade	Restrição	%PC1	R <sup>2</sup>
Flexibilidade	1	<b>-0.90</b>	<b>-0.96</b>	<b>-0.94</b>
Restrição	<b>-0.90</b>	1	<b>0.97</b>	0.80
%PC1	<b>-0.96</b>	<b>0.97</b>	1	<b>0.88</b>
R <sup>2</sup>	<b>-0.94</b>	0.80	<b>0.88</b>	1

## DISCUSSÃO

Pode-se observar que as medidas cranianas foram obtidas com confiabilidade, uma vez que a repetibilidade entre a primeira e a segunda medição apresentou valores elevados, demonstrando que a influência de possíveis erros de mensuração nas análises foi mínima. O menor valor de repetibilidade foi relacionado aos pontos que estão localizados muito próximos no crânio, como foi observado para a medida MT-PNS. Neste caso, as menores distâncias tendem a possuir menor variação entre os indivíduos e, portanto, espera-se que estas medições, dentro e entre os indivíduos, apresentem valores similares. Por conseguinte, a repetibilidade será menor (Cheverud, 1995).

O padrão e a magnitude de integração são os dois aspectos levados em consideração para se avaliar a integração morfológica de uma estrutura anatômica (Marroig & Cheverud, 2001). Na avaliação dos padrões de integração, as matrizes de variância/covariância (var/cov) apresentaram valores mais elevados de similaridade em relação às matrizes de correlação. Quando o erro de amostragem é corrigido, através da repetibilidade das matrizes, essa diferença é reduzida. Estes resultados foram provavelmente influenciados pelos métodos de comparação utilizados, os quais são extremamente sensíveis ao erro amostral. Nesse caso, as matrizes de var/cov, quando comparadas utilizando o método RS, apresentaram valores mais elevados de similaridade em relação à comparação utilizando o método KRZ. Essa condição também foi observada em outros estudos (Porto et al., 2009; Rossoni, 2013). Portanto, assume-se que o método RS é menos sensível às pequenas amostras, do que outros métodos comparativos (Cheverud & Marroig, 2007).

De todas as amostras coletadas neste estudo, somente *E. spinosus* apresentou uma matriz com mais variáveis (35 medidas) do que número de indivíduos (n=32). Desta forma essa matriz não pode ser invertida, condição denominada como sendo uma matriz singular, o que faz com que os autovetores e autovalores desta matriz sejam calculados com maior grau de ruído (Marroig, Melo & Garcia, 2012). Por conta disso, pode-se observar que em todas as comparações, *E. spinosus* apresentou valores menores de similaridade em relação aos outros grupos. Entretanto, os valores ainda foram altamente similares em todas as comparações, o que não impediu de mantê-los neste estudo.

Matrizes de covariância e correlação possuem um erro embutido quando estimadas, pois os valores coletados estão associados a apenas uma pequena parcela da população real (Marroig, Melo & Garcia, 2012). Partindo deste entendimento, compreender o esforço amostral necessário para abordar os aspectos da integração morfológica torna-se uma tarefa essencial na realização de uma estatística adequada (Grabowski & Porto, 2016). Sabe-se que o uso de pelo menos 40 indivíduos seja eficaz para realizar inferências evolutivas utilizando matrizes fenotípicas, visto que estas apresentariam alta correlação com as matrizes genéticas (Cheverud, 1988).

Neste estudo, o impacto do número de amostras foi avaliado através da análise de rarefação. Nesta avaliação, foi escolhida a espécie *T. apereoides*, a qual contém o maior número de indivíduos (n=80). Diferentes valores de correlação foram obtidos a partir de comparações da matriz original com as reamostragens geradas de diferentes tamanhos amostrais. Nas comparações utilizando amostras com 30 indivíduos, o método de comparação RS demonstrou valores de correlação acima de 0.9, quando comparadas a matriz original. Já o método KRZ apresentou valores acima de 0.8. Estes

resultados demonstram que o uso de pelo menos 30 indivíduos é essencial para uma representação confiável de cada espécie.

Frente a este panorama, pode-se observar que os equimídeos possuem uma relação entre os caracteres cranianos compartilhada, pois demonstraram uma alta similaridade no padrão de covariância e correlação. Este resultado é contrastante com a elevada variação morfológica e ecológica entre as espécies estudadas. Frente a isso, outros fatores, como a magnitude de integração geral e modularidade, devem ser levados em consideração, pois estes podem estar atuando em favorecer essa alta variabilidade ecomorfológica.

A estabilidade no padrão de covariância e correlação já foi relatada para os mamíferos em geral, evidenciando um padrão comum de desenvolvimento dos ossos cranianos (Porto et al., 2009). Segundo Smith (1997), as principais diferenças nesse processo estão associadas às comparações envolvendo os eutérios e metatérios, onde características como heterocronia e/ou mudanças na sequência de desenvolvimento constituem as principais causas de variações na formação do crânio. Deste modo, pode-se inferir que a estrutura de covariância e correlação compartilhada nos equimídeos é resultante de seleção estabilizadora, a qual seria responsável pela consolidação no padrão de desenvolvimento craniano. Partindo deste princípio, de acordo com as comparações das matrizes, as relações entre os caracteres cranianos foram mantidas ao longo da diversificação morfológica.

As comparações entre as matrizes demonstraram um quadro geral de alta similaridade dos padrões de covariância e correlação entre as espécies. Apesar desta alta semelhança, a divergência observada entre os caracteres cranianos foi avaliada de forma mais aprofundada através da análise SRD. Embora os padrões tenham se mantido estáveis ao longo da evolução, algumas distâncias apresentaram alta divergência entre

os grupos. Entre todos os grupos, as medidas mais divergentes foram APET-TS e BA-OPI localizadas na região da base do crânio, BR-PT na região da abóboda craniana e MT-PNS na região oral. Além disso, algumas espécies apresentaram caracteres divergentes exclusivos, como no caso da medida ZS-ZI nas comparações envolvendo *K. amblyonyx*, OPI-LD e LD-AS nas comparações envolvendo *T. paratus* e ZYGO-TSP, EAM-ZYGO e NA-BR nas comparações envolvendo *E. spinosus*.

Essas medidas foram investigadas a fundo, pois em certos casos, essa divergência pode estar associada a uma alta variação em uma dada distância. Por exemplo, uma medida pode ter se apresentado como divergente no SRD apenas porque possui um padrão de variação (coeficiente de variação) muito superior em relação as outras medidas, e desta forma, a detecção desta medida como discrepante seria um ruído na análise. Para avaliar isso, os coeficientes de variação de cada medida foram estimados (tabela A1). Neste estudo, as medidas identificadas como divergentes não apresentaram valores muito elevados de coeficientes de variação, indicando que elas são de fato discrepantes em seus padrões de covariação. Especificamente, olhando as medidas mais divergentes nos padrões de covariação entre os grupos, o coeficiente de variação da medida BR-PT, localizada na região da abóboda craniana, apresentou um valor médio de apenas 5% entre as espécies. Já a distância MT-PNS, localizada na região oral, apresentou uma porcentagem de variação média um pouco mais elevada de 9.15%. As medidas localizadas na região da base do crânio apresentaram uma porcentagem média de 6.34 (BA-OPI) e 4.64 (APET-TS). Esses coeficientes de variação não são muito superiores aos observados para as outras medidas (Tabela A1). Desta forma, pode-se constatar que as regiões supracitadas foram de fato divergentes no padrão de covariação nos equimídeos. Estas medidas compreendem regiões

caracterizadas por elevadas discontinuidades morfológicas e características funcionais e de desenvolvimento importantes para o grupo.

A distância MT-PNS, a qual esta inserida na região oral, demonstrou ser altamente divergente no padrão de covariação entre os grupos. Carvalho & Salles (2004) descreveram variações notáveis nas regiões de desenvolvimento da pré-maxila e do rosto de roedores equimídeos, estas diferenças estão relacionadas às variações no crescimento dos ossos cranianos e na morfologia dentária de alguns grupos destes roedores, evidenciando a inconstância de tais estruturas nesta família. Além disso, discontinuidades relacionadas a base e abóboda podem ter garantido o sucesso das espécies de equimídeos ao ocuparem diversos nichos ecológicos (Perez et al., 2009; Álvarez, Perez & Verzi, 2013). Variações relacionadas à base estão primariamente relacionadas às diferenças no tamanho da bula auditiva, onde as variações morfológicas desta estrutura podem refletir diferenças na acurácia auditiva de acordo com as demandas ambientais. Segundo Perez et al. (2009), as espécies semi-fossoriais possuem bulas mais extensas, seguida dos arborícolas e daquelas de hábitos terrestres. Assim, de acordo com o hábito de vida, o som de predadores e outros ruídos, podem ser ocultados devido a fatores como escavação, florestas densas e habitats rochosos (Gardner & Emmons, 1984). Um outro aspecto que poderia estar influenciando a alta divergência no padrão de covariação da medida BA-OPI no SRD, seria as características do esqueleto pós-crânio. Essa medida encontrada na base do crânio compreende a abertura do forâmen magnum, o qual está intimamente ligado a coluna vertebral e inserção de músculos do pescoço e do membro superior. Neste panorama, o esqueleto pós crânio demonstrou ser altamente variável nos roedores em geral, sendo que diferenças na locomoção entre os grupos foi o principal fator para essa disparidade (Samuels & Valkenburg, 2008).

A partir destes dados, pode-se observar que as demandas ecológicas, associadas ao modo de vida das espécies, representam um importante agente em promover disparidades relacionadas a morfologia de uma estrutura. Frente a essa afirmação, *K. amblyonyx*, também conhecido como rato de bambu, apresenta uma alta especialização alimentar, a qual é composta por brotos, ramos secos ou folhas de bambu (Olmos et al., 1993). Uma condição alimentar tão restrita pode ter influenciado a alta divergência dos padrões de covariância da medida ZS-ZI em relação aos outros grupos abordados. Sabe-se que esses marcos estão contidos na região oral/zigomática, sendo associados à sutura anterior do osso jugal com o maxilar, que por sua vez refletem às variações no arco zigomático. Anatomicamente, essa região aloja o músculo masseter, especializado na mastigação, além de estar conectado aos ossos do viscerocrânio e neurocrânio através de suturas e articulações (Dechow & Wang, 2016). Retornando à literatura, é consenso que os roedores com dieta herbívora mais restrita apresentam um nível mais elevado de especializações quando comparados aos herbívoros generalistas. Em particular, os especialistas apresentam incisivos mais alongados e dispostos transversalmente, além da região da nuca ser mais ampla, o que permite acomodar músculos mais robustos para a mastigação. Tais especialidades cranianas auxiliam diminuindo as tensões derivadas no decorrer do processamento alimentar de matérias vegetais fibrosas ou alimentos rígidos (Samuels, 2009).

Em contrapartida, *E. spinosus* foi a única espécie neste estudo caracterizada pelo hábito semi-fossorial. A elevada robustez do arco zigomático e a bula auditiva inflada, são elementos diagnósticos deste grupo. Frente a isso, não é surpreendente que os padrões de covariância que envolvem as medidas ZYGO-TSP e EAM-ZYGO, localizadas na região zigomática, sejam divergentes nas comparações abarcando esta espécie. A alta divergência associada a esses pontos pode ser resultante do modo de

vida semi-fossorial desta espécie. Esta condição é caracterizada por apresentar diversas especializações, sendo elas o amplo desenvolvimento dos músculos masseter e temporal, arcos zigomáticos mais robustos especialmente na porção posterior e o osso esquelomossal mais extenso para acomodar o músculo temporal, entre outras adaptações (Agrawal, 1967).

Distâncias específicas também foram divergentes nos padrões de covariação nas comparações envolvendo a espécie terrestre *T. paratus*, sendo elas OPI-LD e LD-AS, pertencentes à região da abóboda craniana. Deste modo, é correto afirmarmos que esta porção da região da abóboda apresenta um padrão de covariação divergente com o resto do crânio, em relação aos outros grupos. Entretanto, dados presentes na literatura relacionando agentes ecológicos e essa região craniana de *T. paratus* são escassos, o que dificulta uma análise mais criteriosa para este grupo.

Até aqui os resultados discutidos demonstraram a conservação do padrão de integração entre os caracteres do crânio ao longo da história evolutiva dos equimídeos, assim como onde essas similaridades e divergências estão concentradas. Um outro aspecto importante a ser investigado consiste em avaliar a intensidade de interação entre esses caracteres. Enquanto que o padrão manteve-se estável entre os grupos, os coeficientes de magnitude de integração geral foram variáveis. Essa amplitude de variação apresentou um valor mínimo de 0.09 (*K. amblyonyx*) e um valor máximo de 0.17 (*Phyllomys spp.*). Dado que esse índice pode variar de 0 a 1, os valores encontrados foram baixos em termos absolutos, Esse intervalo de valores foi semelhante à magnitudes de integração constatadas para outros roedores (Porto et al., 2009; Costa, 2013; Assis et al., 2016), De acordo com Oliveira, Porto & Marroig (2009), os macacos do velho mundo (ordem Catarrhini) apresentaram uma variação considerável na magnitude de correlação entre os caracteres, variando de 0.04 a 0.20. Em geral, os

mamíferos metatérios possuem uma elevada magnitude de integração, quando comparados com os eutérios mais derivados (Porto et al., 2009; Shirai & Marroig, 2010). Os maiores valores de integração foram associados a ordem Peramelimorphia (acima de 0,4), enquanto que os gêneros *Homo*, *Gorilla*, *Pan* e *Callithrix* obtiveram os menores níveis de magnitude geral craniana (abaixo de 0.1) (Porto et al., 2009).

Mas o que estes valores reduzidos de magnitude obtidos para as espécies de equimídeos quer dizer? Uma hipótese possível seria pensar sobre as estratégias biológicas e reprodutivas desta família. Estudos abordando a reprodução dos equimídeos são escassos, porém pode-se observar um fato interessante relacionado ao elevado desenvolvimento da prole, na qual os filhotes já nascem com um alto grau de formação corporal (ex. amostras provenientes do Parque Nacional da Chapada das Mesas, obs. pessoal). Frente a este cenário, Porto et al. (2013) demonstraram que, através de análises de crescimento pós-natal, a relativa quantidade de variação no tamanho e a modularidade craniana estão relacionadas à evolução das estratégias de histórias de vida nos mamíferos. Variações atribuídas ao tamanho podem intensificar a magnitude geral, como por exemplo, organismos que nascem subdesenvolvidos tendem a alocar uma maior quantidade de energia para seu desenvolvimento, e conseqüentemente possuem mais variação no tamanho e elevada integração (ex. marsupiais). Por outro lado, linhagens com o período neonatal precoce (ex. morcegos e hominídeos) alocam uma menor quantidade de energia para o crescimento, variando menos no tamanho e possuindo baixo nível de integração (Porto et al., 2013). Com isso, estratégias relacionadas ao desenvolvimento dos filhotes de equimídeos pode ser um indicativo da baixa magnitude de integração geral observada nos grupos de estudo.

Retornando a questão do tamanho, a porcentagem de variação contida no primeiro componente principal apresentou uma correlação positiva e significativa com o

índice de integração morfológica  $r^2$  (tabela 16). Sendo assim, grupos com maiores níveis de integração (ex. *Phyllomys spp.* e *E. spinosus*) apresentaram maior concentração de variação no PC1. Deste modo, vemos que táxons com maiores magnitudes de integração ( $r^2$ ) tendem a apresentar o tamanho como principal fonte de variação da estrutura craniana, a mesma condição foi detectada por Porto et al. (2009), nas comparações envolvendo grupos de mamíferos metatérios.

Além disso, a inconstância observada na magnitude de integração entre os equimídeos pode ser um fator decisivo atuando na alta diversidade do grupo, visto que os padrões de covariância e correlação se mantiveram estáveis ao longo da evolução. Essa variação na magnitude de integração geral já foi observada para os componentes da mandíbula nos roedores equimídeos (Monteiro, Bonato & Reis, 2005) e, na ocasião, foi sugerido que diferenças ambientais e demandas funcionais estariam atuando para as descontinuidades observadas.

Variação na magnitude geral leva a importantes consequências relacionadas à capacidade dos táxons em responder de forma alinhada à seleção (Hansen & Houle, 2008; Marroig et al., 2009). Em outras palavras, e tomando exemplos conhecidos, os grupos com elevada magnitude de integração respondem de forma menos flexível à seleção, enquanto que a alta flexibilidade está associada a menores magnitudes de integração (Marroig et al., 2009; Porto et al., 2009).

Após a avaliação do padrão e da intensidade de correlação entre os caracteres cranianos, a presença de módulos foi testada com base nas hipóteses de desenvolvimento e função. A modularidade está intimamente ligada ao conceito de integração geral, porém nesse caso, essa conexão irá se concentrar dentro de regiões de uma estrutura, denominadas como módulos, sendo que estes estariam relativamente independentes de outras regiões (Klingenberg, 2008).

Em um contexto evolutivo, a compreensão dos fatores que possibilitaram o surgimento da estruturação modular tem se tornado uma tarefa complexa (Espinosa-Soto & Wagner, 2010; Clune, Mouret & Lipson, 2013). Wagner, Pavlicev & Cheverud (2007) propuseram alguns modelos capazes de explicar o surgimento desses complexos, envolvendo a ação direta ou indireta da seleção natural, evidenciando a importância de processos mutacionais e pressões seletivas na origem da modularidade. Além disso, inovações evolutivas importantes, como a origem de seres multicelulares, torna-se um dos processos que poderia ser explicado fundamentando-se na origem da modularidade (Pigliucci & Müller, 2010). Frente a isso, o impacto da modularidade na evolução morfológica e como esses complexos podem variar entre os grupos, têm sido amplamente discutidos na literatura (Gowsami, 2006b; Porto et al., 2009; Gowsami & Polly, 2010).

No atual estudo, a modularidade em equimídeos foi avaliada utilizando o método da razão  $avg+/avg-$  nas matrizes originais de correlação. Os elementos faciais apresentaram uma forte integração, principalmente tratando-se do módulo nasal, o qual demonstrou estar presente em todos os táxons (valor médio de 2,20 para a razão AVG). A média observada aqui foi menor do que a relatada por Porto et al. (2009) para a ordem Rodentia (valor médio de 2,32 para a razão AVG). A subregião oral, foi evidente somente para as espécies *K. amblyonyx*, *T. apereoides* e *T. paratus*. Já a região da face foi detectada apenas para as espécies *T. apereoides* e *T. paratus*. A predominância dos módulos da região nasal e oral também foi relatada para os grupos dos marsupiais neotropicais (Porto et al., 2009; Shirai & Marroig, 2010), roedores sigmodontíneos (Costa, 2013) e primatas do novo mundo (Cheverud, 1995). Em geral, essas regiões detectadas formando módulos (oral e nasal) são altamente especializadas, sendo caracterizadas por compreenderem os caracteres relacionados ao modo de vida e

alimentação nos roedores. A região oral contém todo o aparato mastigatório, responsável por acomodar a dentição e musculaturas específicas, assim como, os ossos nasais que formam parte do sistema respiratório e olfatório, influenciando na eficiência em buscar alimentos e parceiros durante o período reprodutivo. A elevada integração dentro desses módulos permite que os caracteres de uma estrutura se modifiquem de maneira coordenada, favorecendo a disparidade morfológica (Klingenberg, 2008). Essa diversidade já foi relatada por Perez et al. (2009) que associou a variação da forma no complexo oragnatofacial e na mandíbula à diversidade de nicho ecológico contida nos gêneros de roedores equimídeos terrestres (*Proechimys*, *Thrichomys* e *Trinomys*), semi-fossoriais (*Euryzygomatomys* e *Clyomys*), arborícolas (*Dactylomys*, *Kannabateomys*, *Makalata*, *Mesomys* e *Phyllomys*) e semi-aquático (*Myocastor*). Dentre as principais diferenças relatadas estão: a robustez da maxila, tamanho da órbita, morfologia da pré-maxila e dos ossos esquamosal, temporal e zigomático.

Dentre os táxons estudados, três deles *K. amblyonyx*, *T. apereoides* e *T. paratus* apresentaram elevada integração no módulo oral. A independência deste complexo em relação aos outros caracteres cranianos pode ser responsável pela estruturação altamente especializada do crânio de *K. amblyonyx*, o que acabou permitindo sua atual condição ecomorfológica. Por outro lado, *T. apereoides* é amplamente distribuído, habitando ambientes xéricos e rochosos situados nos biomas brasileiros do Cerrado e Caatinga (Monteiro, Duarte & Reis, 2003). Apesar de uma condição mais generalista nesta espécie, sua alta capacidade em modificar sua estrutura craniana resulta na alta variação intraespecífica observada (Reis et al., 2002; Monteiro, Duarte & Reis, 2003). Essa variação também pode estar associada a diferentes configurações dos ossos nasais importantes na regulação hídrica, como já foi observado para grupos que ocupam regiões desérticas (Scgmidt-Nielse, Hainswort & Murrish, 1970). Sendo assim, a

origem de diferentes configurações da região nasal e oral nesse grupo, pode ser consequência da alta integração dentro desses complexos e relativa independência de outras regiões, o que poderia estar atuando em possibilitar a ocupação de diferentes padrões geográficos. Além disso, a independência do complexo oral também identificada para *T. paratus*, pode ser um dos fatores promovendo descontinuidades relacionadas a essa região, onde já foi relatada uma inconstância associada ao forâmen incisivo ao longo de sua distribuição geográfica (Tavares & Pessôa, 2010; Dallapicola & Leite, 2015).

A predominância de elementos faciais identificados na análise de modularidade também pode estar relacionada ao processo de formação do crânio. Diferentemente da região do neurocrânio, os ossos da face possuem um desenvolvimento tardio durante a ontogenia, possivelmente devido a ação posterior de fatores genéticos e hormônio do crescimento (Ackermann & Cheverud, 2004). Deste modo, o elevado nível de integração encontrado nos elementos faciais pode ser resultado da influência de fatores de crescimento tardios.

Prosseguindo com a interpretação das análises de razão AVG+ e AVG-, os valores de distinção modular, representam o quão integrados os módulos estão entre si e a sua independência com outros módulos. Neste caso, valores maiores evidenciam a presença destes complexos no crânio. No presente estudo, os valores de distinção modular obtiveram uma média de 1.17. Os valores mais altos foram associados à *K. amblyonyx* (1.25) e *E. spinosus* (1.39), sugerindo que os módulos encontram-se mais aparentes nesses grupos. Já *P. roberti* apresentou o menor valor, com a razão de 1.04 e, portanto, os módulos são menos evidentes nesta espécie.

O componente de distinção modular está intimamente relacionado com a magnitude de integração geral nos mamíferos. Essa relação foi empiricamente

corroborada quando grupos com baixa taxa de distinção modular (ex. metatérios), também apresentaram uma alta taxa no padrão de integração geral ( $r^2$ ), em contraste, grupos com elevada distinção modular (ex. eutérios), apresentaram valores menores de integração geral ( $r^2$ ) (Porto et al., 2009). Neste estudo, essa associação também foi observada para os grupos, exceto *E. spinosus*, o qual obteve valores maiores de integração (0.16) e de distinção modular (1.39).

Sob outra perspectiva, foi possível identificar a presença de mais módulos quando a influência do tamanho é retirada, sendo que a modularidade foi mais evidente nas matrizes residuais do que nas matrizes brutas. Em todos os grupos pode-se observar a presença dos módulos da região da abóboda craniana, zigomática e neurocrânio. Somente *T. apereoides* não apresentou o módulo da região da abóboda craniana. Nesta avaliação também foi possível identificar o módulo da face para *K. amblyonyx*. A distinção modular apresentou o mesmo padrão observado na análise de modularidade com a influência do tamanho, ou seja, *E. spinosus* e *K. amblyonyx* apresentando caracteres mais integrados dentro do módulo do que fora.

Apesar da estruturação modular observada, a região da base do crânio não demonstrou forte integração e por isso não foi reconhecida como módulo em nenhuma das comparações. Este complexo é responsável por fornecer a plataforma sob a qual o resto do crânio irá se desenvolver, assim como, proteção dos meios de conexão do cérebro com a face e o resto do corpo (Lieberman, Pearson & Mowbray, 2000). Além disso, um elevado nível de integração já foi observado entre os caracteres do neurocrânio, face e a base do crânio durante o desenvolvimento (Kohn et al., 1993). Deste modo, espera-se que a integração entre o módulo da base e o restante do crânio seja mais predominante, do que dentro deste complexo.

Continuando a abordagem sobre o tamanho e a sua influência na detecção dos módulos, outros autores também relataram diferenças na capacidade de sua detecção antes e depois da remoção deste vetor, em geral novos módulos são detectados ao se remover o vetor alométrico (Shirai & Marroig, 2010). Além disso, os padrões de modularidade observados nas matrizes residuais foram semelhantes aos módulos apresentados pelos primatas neotropicais e marsupiais após a remoção do tamanho (Shirai & Marroig, 2010). Tal resultado foi relacionado com o fato de que a covariação alométrica seja responsável por obscurecer os módulos, pois a variação no comprimento de um caráter está associada a variação em todos os outros caracteres, que por sua vez, aumentam ou diminuem juntos de maneira compartilhada (Porto et al., 2013). Serão discutidos nos tópicos seguintes os diferentes aspectos relacionados à variação no tamanho.

As consequências macroevolutivas devem ser tratadas levando em consideração os resultados obtidos de integração morfológica e modularidade observados para os equimídeos. Tais implicações foram alcançadas através dos índices de flexibilidade e restrição, os quais permitem avaliar o potencial evolutivo de uma população. A capacidade de uma dada espécie em responder na direção da seleção é mensurada através da flexibilidade. Em contrapartida, limitações no curso da evolução são consideradas como restrições (Marroig et al., 2009).

Os resultados obtidos neste estudo indicam uma forte associação positiva entre a integração geral e a porcentagem de variação no CP1. Por outro lado, esses dois índices apresentaram uma correlação negativa quando relacionados à capacidade relativa de responder à seleção. Observando nossos resultados, todos os grupos apresentaram o componente tamanho associado ao CP1. Sendo que os vetores alométricos são caracterizados por promover o aumento da correlação intermodular no crânio,

resultando no aumento da magnitude geral (Costa, 2013). Tal interação pôde ser constatada nos grupos com maior porcentagem de variação no tamanho e magnitude geral do crânio (ex. *Phyllomys spp.* e *T. apereoides*). Sabe-se que a baixa capacidade em responder na direção da seleção está associada a magnitudes de integração elevadas (Marroig et al., 2009). Deste modo, as duas espécies supracitadas obtiveram maiores taxas de restrição evolutiva.

O primeiro componente principal (no caso, os vetores alométricos) pode ter uma grande influência na direção dos caminhos evolutivos de uma população. Em uma matriz fenotípica, esses vetores representam a "linha de menor resistência evolutiva", na qual a maior parte da variação fenotípica (CP1) é observada dentro de uma população (Schluter, 1996). Como o índice de restrição é calculado através do ângulo formado entre a resposta evolutiva ( $\Delta z$ ) e o CP1, assume-se neste caso, que o tamanho pode atuar como uma força restringindo mudanças ao longo da história evolutiva de um grupo.

Apesar disso, Marroig & Cheverud (2005) relataram que a evolução craniana nos macacos do novo mundo ocorreu ao longo da linha de menor resistência evolutiva, sendo que a principal força seletiva estava associada à mudanças na dieta o que levou à extensas diferenças no quesito tamanho. Frente a isso, as restrições evolutivas não devem ser sempre associadas a um obstáculo na evolução, pelo contrário, em alguns casos, elas podem promover uma facilitação do processo adaptativo (Schluter, 1996).

O índice de flexibilidade é calculado através do ângulo formado entre o vetor de resposta ( $\Delta z$ ) e o vetor de seleção ( $\beta$ ). Com isso, é plausível esperarmos uma associação negativa entre a flexibilidade e a restrição. Desta forma se encontrou as espécies mais flexíveis apresentando valores menores de restrição, integração geral e porcentagem de variação no PC1 (*K. amblyonyx* e *T. paratus*).

Exatamente o mesmo padrão de associação observado entre o potencial evolutivo, integração morfológica e modularidade já havia sido relatado para outros grupos de mamíferos (Marroig et al., 2009; Costa, 2013; Porto et al., 2013). Em um contexto morfológico, as diferenças observadas no potencial evolutivo dos equimídeos pode ser um importante fator atuando na diversidade deste grupo. O padrão e a magnitude da covariação genética entre os caracteres podem afetar o curso da evolução fenotípica de acordo com o grau de estabilidade da matriz genética/fenotípica e sua relação com a paisagem adaptativa (Melo et al., 2016). De acordo com estes autores, a posição dos picos adaptativos em relação a posição atual das médias de uma população e a estrutura da matriz genética, irá afetar a mudança evolutiva na probabilidade de atingir diversos picos. Dados empíricos dessas implicações foram demonstrados por Stepan, Phillips & Houle (2002), onde duas populações com diferentes magnitudes de integração entre dois caracteres sob pressões de seleção, obtiveram destinos evolutivos divergentes. Frente a este cenário, os roedores equimídeos demonstraram uma variação na capacidade de responder na direção dos vetores de seleção. Tanto que Fabre et al., (2013) defendem que a amplitude desta variação esteja relacionada a diversidade ecomorfológica observada neste grupo, a qual tenha garantido a ocupação de picos evolutivos alternativos dentro de uma paisagem adaptativa. Adicionalmente, Fabre et al. (2017) relacionaram outros fatores como a ampla disponibilidade de nichos ecológicos, eventos vicariantes e dispersão como determinantes para a divergência entre as linhagens de equimídeos.

Uma estrutura modular também irá facilitar a chance de inovação, pois irá permitir mudanças independentes entre complexos e a redistribuição entre módulos para criar novas funções biológicas (Espinosa-Soto & Wagner, 2010). Nesta perspectiva, diferente dos outros grupos, *K. amblyonyx* compreende um importante exemplo de

especialização, sendo que esta espécie apresentou o maior valor de flexibilidade e o menor de restrição evolutiva. Portanto, seria possível inferir que o baixo nível de integração geral associado a alta capacidade em responder à seleção foram fatores determinantes na ocupação de um pico adaptativo especializado.

Por outro lado, *Phyllomys spp.* apresentou a menor capacidade em responder à seleção, pois apresentou o maior valor de restrição evolutiva. Para interpretar de outra forma esta mesma questão, mais uma vez a porcentagem de variação deve ser evocada, pois este grupo apresentou a maior porcentagem de variação no PC1, indicando que possivelmente a trajetória evolutiva do crânio tenha ocorrido de uma forma mais alinhada à linha de menor resistência evolutiva, o que implicaria em uma baixa flexibilidade evolutiva.

Este estudo acrescentou informações importantes sobre as questões evolutivas envolvidas na diversificação morfológica do crânio dos equimídeos. De forma geral, as estratégias biológicas adotadas pelos grupos abordados demonstraram ser os principais responsáveis pela atual estruturação nos padrões e magnitude de integração entre os caracteres do crânio. Indo mais a fundo nessa questão, constatou-se que ao longo da evolução dos equimídeos, os padrões de covariação e correlação dos caracteres cranianos mantiveram-se estáveis, enquanto que, a magnitude de integração geral demonstrou ser inconstante entre os grupos. Além disso, os módulos observados estão de acordo com as hipóteses de desenvolvimento e função compartilhados, assim como, demonstraram estar relacionados ao modo de vida das espécies estudadas. Sendo assim, a estabilidade observada no padrão de associação entre os caracteres e a variação na magnitude de integração foram fatores decisivos atuando nas trajetórias evolutivas durante o processo de radiação desta família. Deste modo, foi possível inferir importantes consequências da integração morfológica em afetar a direção e magnitude

da evolução, na qual diferentes trajetórias evolutivas foram percorridas pelas espécies abordadas, resultando na atual diversidade ecomorfológica característica desta família. Em suma, a avaliação dos processos (eg. seleção natural e deriva genética) responsáveis pela evolução da diversidade morfológica em Echimyidae, torna-se um dos principais objetivos a serem investigados em estudos futuros. Para isso, será necessário incluir mais representantes dessa família, no intuito de relacionar a filogenia com os padrões de integração entre os caracteres do crânio.

## REFERÊNCIAS

- Ackermann RR, Cheverud JM. 2004.** Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *PNAS* **101**: 17946–17951. DOI 10.1073/pnas.0405919102.
- Agrawal VC. 1967.** Skull adaptations in fossorial rodents. *Mammalia* **31**:300–312. DOI: 10.1515/mamm.1967.31.2.300.
- Álvarez A, Perez SI, Verzi DH. 2013.** Ecological and phylogenetic dimensions of cranial shape diversification in South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Álvarez A, Perez SI, Verzi DH. 2015.** The Role of Evolutionary Integration in the Morphological Evolution of the Skull of Caviomorph Rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Evolutionary Biology* **42**:312–327. DOI 10.1007/s11692-015-9326-7.
- Assis APA. 2016.** Seleção natural e mudanças climáticas na história evolutiva de esquilos (Sciuridae:*Tamias*). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo.
- Berg RL. 1960.** The Ecological significance of Correlation Pleiades. *Evolution*, **14**: 171-180.
- Burbrink FT, Pyron RA. 2009.** How does ecological opportunity influence rates of speciation, extinction, and morphological diversification in new world Ratsnakes (Tribe Lampropeltini). *Evolution* **64-4**:934–943. DOI 10.1111/j.1558-5646.2009.00888.x.
- Carvalho GAS, Salles LO. 2004.** Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society* **142**:445–477.
- Cheverud JM. 1988.** A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* **42**:958–968.
- Cheverud JM. 1996a.** Developmental Integration and the Evolution of Pleiotropy.

*American Society of Zoologists* **36**:44–50.

**Cheverud JM. 1995.** Morphological Integration in the Saddle-Back Tamarin (*Saguinus fuscicollis*) Cranium. *The American Naturalist* **145**:63–89.

**Cheverud JM. 1996b.** Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *Journal of Evolutionary Biology* **9**:5–42.

**Cheverud JM, Marroig G. 2007.** Comparing covariance matrices: Random skewers method compared to the common principal components model. *Genetics and Molecular Biology* **30**:461–469.

**Clune J, Mouret J, Lipson H. 2013.** The evolutionary origins of modularity. *Proceedings of the Royal Society* **280**. DOI <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2863>.

**Costa BMA. 2013.** Evolução e integração morfológica do crânio de roedores da subfamília Sigmodontinae Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo.

**Dalapicolla J, Leite YLR. 2015.** Taxonomic implications of morphological variation in three species of *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) from eastern Brazil. *Zootaxa* **3919**(1):061-080.

**Dechow PC, Wang Q. 2016.** Development, Structure, and Function of the Zygomatic Bones: What is New and Why Do We Care?. *The Anatomical Record* **299**:1611–1615. DOI 10.1002/ar.23480.

**Espinosa-soto C, Wagner A. 2010.** Specialization Can Drive the Evolution of Modularity. *PLoS Comput Bio* **6**(3):e1000719. DOI 10.1371/journal.pcbi.1000719.

**Fabre PH, Galewski T, Tilak MK, Douzery EJP. 2013.** Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): A multigene phylogenetic approach. *Zoologica*

*Scripta* **42**:117–134. DOI 10.1111/j.1463-6409.2012.00572.x.

**Fabre P-H, Upham NS, Emmons LH, Justy F, Leite YLR, Loss AC, Orlando L, Tilak M, Patterson B, Douzery EJP. 2017.** Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution* **34** (3): 613-633. DOI <https://doi.org/10.1093/molbev/msw261>.

**Galewski T, Mauffrey JF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP. 2005.** Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **34**:601–615. DOI 10.1016/j.ympev.2004.11.015.

**Gardner AL, Emmons LH. 1984.** Species groups in *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) as indicated by karyology and bullar morphology. *Journal of Mammalogy* **65**:10-25.

**Goswami A. 2006a.** Morphological Integration in the Carnivoran Skull. *Evolution* **60**:169–183.

**Goswami A. 2006b.** Notes and Comments Cranial Modularity Shifts during Mammalian Evolution. *The American Naturalist* **168**:270-280.

**Goswami A, Polly PD. 2010.** The Influence of Modularity on Cranial Morphology Disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PLoS ONE* **5**(3): e9517. DOI 10.1371/journal.pone.0009517.

**Grabowski M, Porto A. 2016.** How many more? Sample size determination in studies of morphological integration and evolvability. *Methods in Ecology and Evolution*. DOI 10.1111/2041-210X.12674.

**Gravilets S, Losos JB. 2009.** Adaptive radiation: Contrasting theory with data. *Science* **323**:732. DOI 10.1126/science.1157966.

**Hansen TF, Houle D. 2008.** Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology* **21**:1201–1219. DOI 10.1111/j.1420-9101.2008.01573.x.

**Klingenberg CP. 2013.** Cranial integration and modularity: Insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix, The Italian Journal of Mammalogy* **24**:43–58. DOI 10.4404/hystrix-24.1-6367.

**Klingenberg CP. 2005.** Developmental constraints, modules and evolvability. *Variation: A Central Concept in Biology*, ed, B Hallgrímsson, BK Hall, pp, 219–47, Burlington, MA: Elsevier.

**Klingenberg CP. 2008.** Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**:115–132. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110054.

**Kohn LP, Leigh SR, Jacobs SC, Cheverud JM. 1993.** Effects of Annular Cranial Vault Modification on the Cranial Base and Face. *American Journal of Physical Anthropology* **90**: 147-168.

**Krzanowski WJ. 1979.** Between-groups comparison of principal components. *Journal of the American Statistical Association* **74**:37–41.

**Lande R. 1979.** Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution* **33**:402–416.

**Lande R. 1980.** The Genetic covariance between characters maintained. *Genetics* **94**:203–215.

**Leite YLR. 2003.** *Evolution and Systematics of the Atlantic Tree Rats, Genus Phyllomys (Rodentia, Echimyidae), With Description of Two New Species*. Berkeley: University of California Press.

**Lessells CM, Boag PT. 1987.** Unrepeatable Repeatabilities: A Common Mistake. *The Auk* **104**:116–121.

**Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM. 2000.** Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution* **38**, 291–315. DOI 10.1006/jhev.1999.0335.

**Losos JB. 2010.** Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. *The American Naturalist* **175**: 623–639 DOI 10.1086/652433.

**Mahler DL, Revell LJ, Glor RE, Losos JB. 2010.** Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of greater antillean Anoles. *Evolution* **64-9**:2731–2745. DOI 10.1111/j.1558-5646.2010.01026.x.

**Marroig G, Cheverud JM. 2001.** A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World Monkeys. *Evolution* **55**:2576–2600.

**Marroig G, Cheverud JM. 2004.** Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys?. *The American Naturalist* **163**:417–428.

**Marroig G, Cheverud JM. 2005.** Size as a line of least evolutionary resistance: Diet and Adaptive Morphological Radiation in New World Monkeys. *Evolution* **59**:1128–1142. DOI 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01049.x.

**Marroig G, Cheverud JM. 2010.** Size as a line of least evolutionary resistance II: Direct selection on size or correlated response due to constraints?. *Evolution* **64(5)**:637–653.

**Marroig G, Melo DAR, Garcia G. 2012.** Modularity, Noise and natural selection, *Evolution* **66**:1506–1524. DOI 10.1111/j.1558-5646.2011.01555.x.

**Marroig G, Shirai L, Porto A, Oliveira FB, Conto V. 2009.** The Evolution of Modularity in the Mammalian Skull II: Evolutionary Consequences. *Evolutionary*

*Biology* **36**:136–148. DOI 10.1007/s11692-009-9051-1.

**Melo D, Marroig G. 2015.** Directional selection can drive the evolution of modularity in complex traits. *PNAS* **112**:470–475. DOI doi.org/10.5061/dryad.3cb81.

**Melo D, Porto A, Cheverud JM, Marroig G. 2016.** Modularity: Genes, Development, and Evolution. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47**:463–486. DOI 10.1146/annurev-ecolsys-121415-032409.

**Mitteroecker P, Gunz P, Neubauer S, Müller G. 2012.** How to Explore Morphological Integration in Human Evolution and Development?. *Evolutionary Biology* **39**:536–553. DOI 10.1007/s11692-012-9178-3.

**Monteiro LR, Bonato V, Reis SF. 2005.** Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution & Development* **439**:429–439.

**Monteiro LR, Duarte LC, Reis SF. 2003.** Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J. Zool. Lond* **261**:47–57. DOI 10.1017/S0952836903003893.

**Monteiro LR, Lessa LG, Abe AS. 1999.** Ontogenetic variation in skull shape of *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy* **80**:102–111.

**Neaux D. 2016.** Morphological integration of the cranium in *Homo*, *Pan*, and *Hylobates* and the evolution of hominoid facial structures. *American Journal of Physical Anthropology* 1-15. DOI: 10.1002/ajpa.23163.

**Oliveira FB, Porto A, Marroig G. 2009.** Covariance structure in the skull of Catarrhini: a case of pattern stasis and magnitude evolution. *Journal of Human Evolution* **56**: 417-430. DOI 10.1016/j.jhevol.2009.01.010.

**Olmos F, Galetti M, Paschoal M, Mendes SL. 1993.** Habits of the southern bamboo rat, *kannabateomys amblyonyx* (rodentia, echimyidae) in southeastern brazil. *Mammalia* **57**:325–336.

**Olson EC, Miller RL. 1958.** *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press.

**Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. 2015.** *Mammals of South America, Volume 2*. Chicago: University of Chicago Press.

**Perez SI, Diniz-filho JAF, Rohlf FJ, Reis SF. 2009.** Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**:646–660.

**Pigliucci M, Müller GB. 2010.** *Evolution The extended synthesis*. Cambridge: MIT Press.

**Porto A, Oliveira FB, Shirai LT, Conto V, Marroig G. 2009.** The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology* **36**:118–135. DOI 10.1007/s11692-008-9038-3.

**Porto A, Shirai LT, Oliveira FB, Marroig G. 2013.** Size variation, Growth strategies, and the Evolution of Modularity in the Mammalian Skull. *Evolution* :1–18. DOI 10.5061/dryad.4d236.

**Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. 2002.** Geographic Variation in Cranial Morphology in *Thrichomys Apereoides* (Rodentia: Echimyidae), I, Geometric Descriptors and Patterns of Variation in Shape. *Journal of Mammalogy* **83**:333–344. DOI: [http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542\(2002\)083<0333:GVICMI>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542(2002)083<0333:GVICMI>2.0.CO;2).

**Rossoni DM. 2013.** Integração morfológica craniana em morcegos da Família Phyllostomidae. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo.

**Samuels JX. 2009.** Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society* **156**:864–888. DOI 10.1111/j.1096-3642.2009.00502.x.

**Samuels JX, Valkenburgh BV. 2008.** Skeletal indicators of locomotor Adaptations in Living and Extinct Rodents. *Journal of Morphology* **269**:1387–1411.

**Schluter D. 1996.** Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* **50**(5):1766-1774 DOI 10.2307/2410734.

**Schmidt-Nielsen K, Hainsworth FR, Murrish DE. 1970.** Counter-Current heat exchange in the respiratory passages: Effect on water and heat balance. *Respiration Physiology* **9**:263-276.

**Shirai LT, Marroig G. 2010.** Skull Modularity in Neotropical Marsupials and Monkeys: Size Variation and Evolutionary Constraint and Flexibility. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* **314B**:663-683.

**Silva FA. 2014.** Estudo das variações intra e interpopulacional em caracteres cranianos de *Kannabateomys amblyonyx* (Wagner, 1845)(Rodentia: Echimyidae). Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa.

**Smith KK. 1997.** Comparative Patterns of Craniofacial Development in Eutherian and Metatherian Mammals, *Evolution* **51**:1663-1678.

**Steppan SJ, Phillips PC, Houle D. 2002.** Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:320–327.

**Tavares WC, Pessôa LM. 2010.** No livro: Mamíferos de Restingas e Manguezais do Brasil, Capítulo: Variação Morfológica em Populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de Restingas e Matas de Baixada no Estado do Rio de Janeiro,128-154.

**Tukey JW. 1977.** *Exploratory data analysis*. Reading, PA: Addison-Wesley.

**Upham NS, Patterson BD. 2012.** Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **63**:417–429. DOI 10.1016/j.ympev.2012.01.020.

**Wagner GP, Pavlicev M, Cheverud JM. 2007.** The road to modularity. *Nature reviews. Genetics* **8**:921–31 DOI 10.1038/nrg2267.

**Wainwright PC. 2007.** Functional Versus Morphological Diversity in Macroevolution, Functional Versus Morphological Diversity in Macroevolution. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**:381–401. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095706.

**Yoder JB, Clancey E, Roches SDES, Eastman JM, Gentry L, Godsoe W, Hagey TJ, Jochimsen D, Oswald BP, Robertson J, Sarver BAJ, Schenks JJ, Spear SF, Harmon LJ. 2010.** Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* **23**:1581–1596. DOI 10.1111/j.1420-9101.2010.02029.x.

## ANEXOS

### A1- Lista de material analisados

**Siglas coleções científicas:** **MBML**- Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Tereza-ES; **MN**-Museu Nacional, Rio de Janeiro-RJ; **MZUFV**- Museu de Zoologia João Moojen, Viçosa-MG; **MZUSP**- Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo-SP; **UFES**- Coleção Científica da Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, ES.

*Euryzygomatomys spinosus* (n=32): **MN**, 24154, 24153, 75752, 31519, 31525, 31531, 76464, 70164, 71933, 13363, 31557, **MZUFV**, 3582, **MZUSP**, 10628, 22408, 8078, 9803, 6684, 10036, 26572, 26560, 26556, 26578, 26575, 26574, 26585, 26636, 26829, 26632, 26584, 26704, 26580, 26637.

*Kannabateomys amblyonyx* (n=64): **MBML**, 2074, 3001, 2224, 2225, 3009, 2390, 3030, **MN**, 6239, 61811, 29424, 4079, 981, 1956, 75319, 6455, 1961, 31526, 31523, 6469, 7281, **MZUFV**, 3926, 3920, 3938, 3906, 3928, 3910, 3922, 3911, 3905, 3923, 3913, 3925, 3933, 3807, 3921, 3927, 3917, 3916, 3934, 3914, 3808, 3903, 3930, 3902, 3915, 3936, 3907, 3941, 3940, **MZUSP**, 26590, 1827, 1826, 1830, 1828, 1822, 25821, 1825, 26597, 26591, 26596, 10630, 25823, 26595, 26588.

*Phyllomys blainvillii* n=39: **MN**, 21533, 1350, 1512, 21534, 21520, 1516, 1762, 1523, 21536, 1548, 21550, 21546, 21547, 21543, 21598, 21599, 21577, 21600, 21584, 21605, 21589, 21588, 21592, 21622, 21614, 21613, 21611, 21610, 31533, 21616, 21609, 21612, 21646, 21633, 21629, 21632, 21640, 4132, 4128.

*Phyllomys pattoni* n=26: **MN**, 2011, 226, **MN**, 22264, 11251, 11257, 4077, 11258, 10453, 11253, 2240, 2237, 31566, 70175, 42978, **UFES**, 29, 31, 843, 33, 911, 624, 621, 620, 908, 909, 910, 439.

*Proechimys roberti* n=76: **MN**, 21912, 21923, 21922, 21938, 21937, 21939, 21936, 21929, 21930, 21932, 21927, 21941, 21946, 22257, 22833, 22834, 4032, 4036, 4046, 4064, 4078, 5454, 5456, 5465, 34166, 34167, 6232, 34174, 34170, 50200, 50199, 50193, **MZUSP**, 26188, 26207, 26210, 26204, 26193, 26195, 26213, 26055, 26110, 26115, 26198, 26000, 25996, 26219, 26133, 26122, 26552, 26089, 26023, 26135, 26114, 26604, 26130, 26057, 25913, 25997, 25981, 25944, 25979, 26693, 25957, 25991, 4498, **UFES**, 1398, 1397, 1596, 1392, 1390, 1388, 1403, 1402, 1887, 1570, 1580.

*Thrichomys apereoides* n=81: **MN**, 63217, 63248, 65996, 65981, 63229, 63199, 63310, 63205, 63201, 63228, 63216, 63200, 65998, 66001, 65990, 65989, 65997, 65983,, 63277, 75318, 63003, 77801, 66000, 21899, 21894, 21901, 21906, 21907, 13604, 21903, 13601, 21891, 21671, 21674, 21675, 13589, 13593, 21881, 13598, 13600, 1287, 1285, 1284, 956, 1290, 1297, 26035, 26082, 26083, 26084, 26145, 26148, 26156, 26159, 26162, 261179, 21182, 26185, 26186, 26219,, 26232, 26235, 26239, 26247, 26248, 26306, 26307, 26308, 26313, 26256, **MZUFV**, 2737, 2576, 1930, 3995, 2998, 3997, 2747, 2891.

*Trinomys paratus* n=55: **MBML**, 137, 2713, 237, 131, 129, 114, **UFES**, 628, 639, 641, 638, 637, 629, 642, 434, 435, 625, 627, 630, 631, 632, 634, 645, 652, 651, 650, 649, 659, 658, 648, 647, 646, 644, 643, 654, 655, 657, 815, 819, 820, 656,, 816, 818, 967, 2004, 673, 682, 683, 684, 660, 661, 662, 669, 2809, 2804, 2798.

## ANEXO

**Tabela A1.** Representação da estatística descritiva das espécies estudadas para todas as 35 distâncias mensuradas. Os valores das médias, desvio padrão (DS), valor mínimo, valor máximo e coeficiente de variação (CV) foram obtidos.

	<i>K. amblyonyx</i>						<i>T. paratus</i>					<i>P. pattoni</i>					<i>P. blainvillii</i>					<i>T. apereoides</i>				
	Média	DS	Mín	Máx	Média	CV	Média	Média	Média	Média	CV	Média	DS	Mín	Máx	CV	Média	DS	Mín	Máx	CV	Média	DS	Mín	Máx	CV
IS.PM	10.85	0.59	8.84	12.67	8.36	5.45	8.36	8.36	8.36	8.36	4.96	8.75	0.76	7.37	10.00	8.72	8.15	0.52	7.13	9.26	6.44	8.36	0.53	7.01	9.51	6.35
IS.NSL	13.52	0.99	10.99	15.39	10.22	7.34	10.22	10.22	10.22	10.22	5.80	10.60	1.01	8.54	12.84	9.58	10.00	0.78	7.69	11.71	7.85	10.22	0.69	8.61	11.64	6.79
IS.PNS	30.08	1.21	26.32	32.88	19.61	4.02	19.61	19.61	19.61	19.61	4.10	21.57	1.45	18.53	24.08	6.76	20.38	0.86	18.68	22.10	4.24	19.61	1.06	17.73	22.49	5.43
PM.ZS	16.37	0.83	14.23	18.21	12.09	5.09	12.09	12.09	12.09	12.09	5.13	12.42	0.91	10.62	14.58	7.35	11.76	0.62	10.36	13.23	5.27	12.09	0.87	10.51	14.40	7.20
PM.ZI	18.03	0.92	16.19	20.50	12.39	5.12	12.39	12.39	12.39	12.39	5.50	13.13	0.96	10.80	14.66	7.37	12.03	0.65	10.47	13.46	5.45	12.39	0.91	10.21	15.07	7.38
PM.MT	23.06	0.90	21.00	24.91	13.73	3.92	13.73	13.73	13.73	13.73	3.79	16.12	0.98	13.83	17.77	6.11	16.35	0.47	15.44	17.41	2.88	13.73	0.64	12.45	15.58	4.68
NSL.NA	18.47	1.47	15.17	22.54	16.58	7.98	16.58	16.58	16.58	16.58	5.74	14.88	1.40	12.03	17.81	9.47	13.96	0.94	12.54	16.30	6.77	16.58	1.09	13.19	18.95	6.63
NSL.ZS	26.87	1.54	23.70	30.05	22.19	5.74	22.19	22.19	22.19	22.19	4.93	20.81	1.36	18.78	24.00	6.57	19.51	1.13	17.23	21.71	5.82	22.19	1.46	18.94	25.36	6.59
NSL.ZI	31.11	1.469	27.69	34.98	24.52	4.72	24.52	24.52	24.52	24.52	4.71	23.76	1.52	20.23	27.03	6.43	22.42	1.10	19.88	24.71	4.93	24.52	1.50	21.07	27.93	6.14
NA.BR	20.93	1.30	17.89	24.59	15.66	6.22	15.66	15.66	15.66	15.66	3.93	16.72	1.09	13.48	18.61	6.55	16.86	0.98	14.57	18.77	5.83	15.66	0.87	13.96	18.08	5.58
NA.PNS	22.29	1.03	19.63	24.57	14.04	4.64	14.04	14.04	14.04	14.04	4.14	15.74	1.16	13.05	17.24	7.39	15.70	0.60	14.13	17.08	3.84	14.04	0.62	12.75	15.60	4.43
BR.PT	8.39	0.59	6.67	9.57	8.51	7.06	8.51	8.51	8.51	8.51	6.06	8.11	0.46	7.29	9.31	5.77	7.37	0.41	6.73	8.61	5.56	8.51	0.42	7.33	9.74	4.94
BR.APET	19.43	0.85	16.54	21.26	14.44	4.41	14.44	14.44	14.44	14.44	3.53	15.01	0.71	13.48	16.34	4.74	15.15	0.58	13.56	15.98	3.84	14.44	0.70	13.25	16.51	4.87
PT.APET	18.76	0.84	16.52	20.81	14.12	4.49	14.12	14.12	14.12	14.12	3.67	14.28	0.68	12.76	15.38	4.78	14.62	0.47	13.52	15.51	3.23	14.12	0.66	12.69	15.88	4.70
PT.BA	26.45	0.91	24.17	28.60	18.90	3.46	18.90	18.90	18.90	18.90	3.53	20.12	1.00	18.06	21.48	5.01	20.52	0.63	19.19	21.62	3.07	18.90	0.80	17.02	20.70	4.24
PT.EAM	17.42	0.91	15.85	19.77	10.49	5.23	10.49	10.49	10.49	10.49	4.95	11.80	0.59	10.47	12.66	5.03	12.61	0.58	11.17	13.79	4.60	10.49	0.59	9.50	12.27	5.69
PT.ZYGO	10.67	0.62	9.43	12.39	7.64	5.86	7.64	7.64	7.64	7.64	5.71	8.95	0.44	8.00	9.76	4.94	8.81	0.41	7.77	9.60	4.67	7.64	0.47	6.59	9.24	6.26
PT.TSP	10.22	0.52	8.83	11.59	8.00	5.12	8.00	8.00	8.00	8.00	4.96	8.13	0.65	6.67	8.93	8.03	7.60	0.36	6.89	8.23	4.80	8.00	0.36	7.26	9.08	4.62
ZS.ZI	6.48	0.68	4.29	8.15	5.32	10.63	5.32	5.32	5.32	5.32	9.27	4.84	0.87	3.00	6.51	18.03	5.19	0.48	4.44	6.62	9.34	5.32	0.48	4.03	6.68	9.11
ZL.MT	13.69	0.75	12.33	15.79	7.81	5.50	7.81	7.81	7.81	7.81	5.13	9.84	0.60	8.77	10.94	6.14	9.99	0.53	8.90	10.91	5.35	7.81	0.45	6.92	8.99	5.79
ZL.ZYGO	16.90	1.04	15.02	19.57	11.98	6.20	11.98	11.98	11.98	11.98	6.03	13.21	0.79	11.91	14.26	6.032	13.83	0.75	12.48	15.71	5.44	11.98	0.75	10.15	13.76	6.26
ZL.TSP	11.99	0.81	10.69	14.11	8.61	6.76	8.61	8.61	8.61	8.61	6.24	9.07	0.62	7.98	10.04	6.89	9.47	0.50	8.60	10.42	5.31	8.61	0.62	7.40	10.27	7.28
MT.PNS	5.07	0.52	4.19	6.74	3.28	10.25	3.28	3.28	3.28	3.28	7.93	4.13	0.45	3.41	5.30	10.94	4.77	0.41	4.06	5.61	8.79	3.28	0.30	2.65	4.04	9.22
PNS.APET	13.13	0.98	11.00	15.33	11.87	7.47	11.87	11.87	11.87	11.87	5.69	11.67	0.74	10.40	13.01	6.36	12.23	0.62	10.97	13.91	5.11	11.87	0.73	10.07	13.54	6.15
APET.BA	10.06	0.70	8.58	11.59	7.24	6.95	7.24	7.24	7.24	7.24	4.89	7.74	0.51	6.73	8.84	6.66	7.52	0.45	6.63	8.43	6.09	7.24	0.48	5.76	8.29	6.75
APET.TS	9.00	0.43	7.52	9.91	8.86	4.81	8.86	8.86	8.86	8.86	4.28	7.53	0.43	6.71	8.29	5.80	7.62	0.26	7.01	8.05	3.41	8.86	0.36	8.11	9.73	4.07
BA.EAM	14.22	0.52	13.05	15.30	12.27	3.71	12.27	12.27	12.27	12.27	3.38	12.13	0.78	10.72	13.52	6.43	12.13	0.34	11.23	13.11	2.85	12.27	0.50	11.08	13.61	4.12
EAM.ZYGO	10.04	0.64	8.78	11.44	6.85	6.37	6.85	6.85	6.85	6.85	6.51	5.90	0.42	4.98	6.89	7.23	5.97	0.45	5.02	7.07	7.64	6.85	0.43	5.71	7.66	6.39
ZYGO.TSP	8.77	0.67	7.12	10.14	6.33	7.71	6.33	6.33	6.33	6.33	9.39	6.80	0.56	5.68	7.79	8.24	6.55	0.45	5.69	7.34	6.87	6.33	0.43	5.32	7.60	6.93
LD.AS	10.09	0.53	8.51	11.09	10.68	5.28	10.68	10.68	10.68	10.68	5.92	9.60	0.50	8.52	10.59	5.26	9.24	0.44	8.41	10.13	4.80	10.68	0.50	9.61	11.95	4.70
BR.LD	22.42	1.16	20.40	25.12	16.88	5.20	16.88	16.88	16.88	16.88	4.70	17.54	0.81	15.71	18.92	4.64	17.36	0.88	15.55	19.25	5.11	16.88	0.89	14.89	18.97	5.27
OPLD	8.81	0.81	7.17	10.94	7.83	9.29	7.83	7.83	7.83	7.83	10.83	8.33	0.72	6.53	9.47	8.75	8.02	0.41	7.34	9.04	5.16	7.83	0.64	5.48	9.36	8.18
PT.AS	18.03	1.16	15.64	21.00	11.55	6.47	11.55	11.55	11.55	11.55	5.99	13.22	0.84	11.54	14.79	6.36	13.50	0.67	11.61	14.86	4.98	11.55	0.66	10.20	13.24	4.67
JP.AS	10.13	0.72	8.25	12.58	8.00	7.18	8.00	8.00	8.00	8.00	7.69	8.51	0.80	6.84	9.75	9.41	8.98	0.40	8.36	10.20	4.45	8.00	0.37	7.13	9.05	6.09
BA.OPI	8.05	0.53	6.89	9.15	6.95	6.65	6.95	6.95	6.95	6.95	7.69	6.22	0.30	5.59	6.70	4.88	6.59	0.38	5.79	7.42	5.87	6.95	0.42	6.08	8.02	6.09

## ANEXO

Continuação da tabela A1.

	<i>P. roberti</i>					<i>E. spinosus</i>				
	Média	DS	Mín	Máx	CV	Média	DS	Mín	Máx	CV
IS.PM	8.42	0.58	6.99	9.90	6.95	9.29	0.47	8.34	10.37	5.08
IS.NSL	11.54	1.02	9.61	14.49	8.84	9.13	0.63	7.37	10.38	6.97
IS.PNS	19.87	1.10	17.45	22.98	5.54	19.75	1.00	17.97	23.04	5.07
PM.ZS	13.67	1.03	11.44	15.68	7.56	12.05	0.62	11.10	13.53	5.15
PM.ZI	13.67	0.91	11.37	15.75	6.70	13.51	0.82	11.82	15.35	6.13
PM.MT	13.85	0.66	12.16	15.22	4.77	14.38	0.56	13.60	15.79	3.92
NSL.NA	20.03	1.28	17.10	24.31	6.43	12.25	0.83	10.74	14.31	6.78
NSL.ZS	25.35	1.62	21.76	30.06	6.41	17.85	0.80	16.47	19.90	4.52
NSL.ZI	27.08	1.58	22.99	31.50	5.84	22.96	1.27	20.44	26.18	5.54
NA.BR	15.35	0.91	12.33	17.42	5.94	15.77	0.75	14.52	17.57	4.77
NA.PNS	13.58	0.79	11.57	15.48	5.84	15.14	0.82	13.85	16.90	5.44
BR.PT	9.72	0.51	8.15	10.77	5.25	7.63	0.35	6.76	8.29	4.66
BR.APET	14.55	0.72	12.50	16.21	5.00	14.70	0.74	13.36	16.50	5.06
PT.APET	13.70	0.68	11.96	15.15	4.98	14.39	0.64	13.27	15.71	4.47
PT.BA	19.04	0.95	16.73	21.34	5.04	20.08	0.73	18.54	21.58	3.64
PT.EAM	10.68	0.71	8.99	12.76	6.69	12.50	0.73	11.44	14.30	5.87
PT.ZYGO	6.63	0.55	5.11	7.75	8.35	8.90	0.53	8.11	10.25	6.05
PT.TSP	7.51	0.47	6.50	8.27	6.34	9.10	0.43	8.39	10.13	4.82
ZS.ZI	4.57	0.61	3.37	6.12	13.3	8.48	0.74	7.09	10.31	8.74
ZI.MT	8.06	0.41	7.27	9.09	5.12	9.38	0.38	8.44	10.32	4.06
ZI.ZYGO	11.77	0.92	9.53	13.80	7.86	11.69	0.68	10.55	12.88	5.87
ZI.TSP	8.72	0.72	7.25	10.24	8.31	8.37	0.55	7.48	10.03	6.67
MT.PNS	3.50	0.37	2.76	4.38	10.5	4.62	0.44	3.76	5.60	6.45
PNS.APET	12.90	0.84	11.17	14.95	6.57	12.34	0.79	10.82	14.00	4.45
APET.BA	7.53	0.55	6.08	9.19	7.42	7.49	0.33	6.81	8.01	4.50
APET.TS	8.48	0.39	7.78	9.63	4.62	8.18	0.36	7.37	9.11	5.50
BA.EAM	12.26	0.61	10.66	13.74	4.99	12.29	0.67	11.23	13.63	6.17
EAM.ZYGO	7.96	0.58	6.18	9.33	7.35	7.71	0.47	6.78	8.74	7.56
ZYGO.TSP	6.35	0.62	5.22	8.22	9.89	8.12	0.61	6.74	9.31	5.96
LD.AS	10.24	0.64	8.73	11.99	6.32	8.89	0.53	7.74	9.83	5.44
BR.LD	16.98	0.81	14.88	18.83	4.82	16.83	0.91	15.07	19.03	12.9
OPI.LD	8.05	0.87	5.92	9.52	10.82	7.59	0.98	6.12	9.71	7.55
PT.AS	11.49	.65	9.71	13.09	9.24	13.53	0.53	12.56	14.58	6.74
JP.AS	8.35	.77	6.74	10.64	6.50	8.83	0.66	7.87	9.97	9.63
BA.OPI	6.59	.42	5.55	7.67	6.50	6.88	0.46	6.06	8.21	6.74

## ANEXO

### A2- Guia para formatação de referência- Revista PeerJ.

Citações no texto:

- Para três ou menor autores, liste todos os nomes dos autores (e.g. Smith, Jones & Johnson, 2004). Para quatro ou mais autores, abreviar com "primeiro autor" et al. (e.g. Smith et al., 2005).
- Múltiplas referências em um mesmo item deverá ser separado com ponto e vírgula (;) e ordenado cronologicamente.
- Referências do mesmo autor no mesmo ano deverá ser diferenciado por letras (Smith, 2001a; Smith, 2001b).
- Citar artigos que tenham sido aceitos para publicação "in press", inclua na lista de referência e forneça uma cópia nas informações suplementares.
- Citar trabalhos não publicados, em preparação ou trabalhos sob revisão como "dados não publicados" usando as iniciais e sobrenome dos autores somente no texto; não incluir na seção de referências.
- Referências de comunicações pessoais devem ser evitadas, mas, se for absolutamente necessária, deverá ser referida como "pers,comm,", incluir os nomes individuais relevantes e o ano.

### Seção de Referências

- Cada referência do jornal deve ser listada usando esse formato: Lista completa dos autores com iniciais. Ano de publicação. Título completo do artigo. *Título completo da revista*, volume:páginas. DOI (quando disponível). Exemplo de referência: Smith JL, Jones P, Wang X,2004, Investigating ecological destruction in the Amazon, *Journal of the Amazon Rainforest* 112:368-374, DOI: 10,1234/amazon,15886.
- Referências de patentes, relatórios técnicos de agências governamentais ou grupos de pesquisa científica, documentos de trabalho de grupos ou comissões de pesquisa e pré-impressões devem ser descritas o mais completamente

possível, Incluir nomes de autores, títulos da página ou do papel, data de publicação, nomes do editor, URL, conforme aplicável.

**Exemplos:**

Referência de livro: James FY, 2010, *Understanding corn and wheat*, Oxford: Oxford University Press.

Exemplo de tese: Blair HJ. 1989. Structural modifications of the fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae). D. Phil. Thesis. Cambridge University.

Exemplo página de internet: Johnson S. 2010. Italian Plants, Available at <http://www.italianplants.com> (accessed 22 March 2011).

Exemplo resumo: Thomas D, Scharfenecker U, Schiltmeyer B. 2006. Low potential for drug-drug interaction of lacosamide [abstract no, 2,235]. *Epilepsia* 47 (Suppl,4):200.

- A seção de referências deverá ser classificada pelo Autor, Ano e Título, Todas citações no texto devem aparecer na lista de referências, e todas as referências listadas devem ser citadas no texto. Qualquer referência que seja relevante, mas não está citada no texto, deverá ser colocada na seção "Leitura adicional".