

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

**Importância de fatores ecológicos, filogenéticos e
alométricos na variação da forma do crânio de roedores**

Thamila Barcellos Lemes

Vitória, ES
Fevereiro, 2019

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

**Importância de fatores ecológicos, filogenéticos e
alométricos na variação da forma do crânio roedores**

Thamila Barcellos Lemes

Orientador(a): Dr^a Leonora Pires Costa

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
Fevereiro, 2019

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

L551i Lemes, Thamila Barcellos, 1991-
Importância de fatores ecológicos, filogenéticos e alométricos na variação da forma do crânio de roedores / Thamila Barcellos Lemes. - 2019.
42 f. : il.

Orientadora: Leonora Pires Costa.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Morfologia (Animais). 2. Roedores. I. Costa, Leonora Pires. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

Thamila Barcellos Lemes

**“Importância de fatores ecológicos, filogenéticos e alométricos na
variação da forma do crânio roedores”**

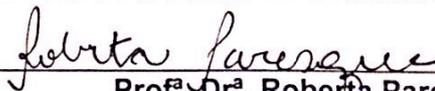
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em 22 de fevereiro de 2019.

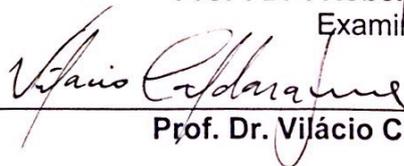
Comissão Examinadora:



Prof.^a Dr.^a Leonora Pires Costa (UFES)
Orientadora e Presidente da Comissão Examinadora



Prof.^a Dr.^a Roberta Paresque (UFES)
Examinadora Titular Interna



Prof. Dr. Vilácio Caldara Junior (UFES)
Examinador externo

Agradecimentos

Meu agradecimento às minhas amigas maravilhosas, que perto ou longe, sabendo ou não, me apoiaram muito nessa jornada. Aos amigos mais legais e menos populares que alguém pode ter, agradeço pela diversão e compreensão na remarcação de jogatinas. Agradeço minha mãe e irmã, por dividirem o posto de “Fã #1”, por torcerem e comemorarem todas as minhas vitórias. Ao Nathan por me reapresentar Pitágoras e quebrar a cabeça fazendo cálculos, que depois descobrimos que o programa já fazia, obrigada pela paciência. Agradeço a Psiquê, Pandora e Maggie pelo carinho e lambeijos durante essa jornada.

À Leonora Pires Costa, por mais uma vez acreditar que sou capaz e pelos comentários inspiradores em Seminários e reuniões. Agradeço aos companheiros do Laboratório de Mastozoologia e Biogeografia (LaMaB), pelas reuniões e discussões, cafés e palavras cruzadas. Sou muito grata pela Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo e por todos os profissionais que auxiliaram na fundação e manutenção desse lugar que mesmo sendo o mais gelado e com cheiro de naftalina continua sendo meu lugar preferido na UFES. Aos colegas de mestrado pelos babados e conquistas compartilhados, incluindo uma trilha até um túmulo na noite chuvosa de dia das bruxas.

Por fim à banca examinadora por aceitarem participar desse momento e contribuírem com esse trabalho.

Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES). Outros órgãos de fomento como Capes e Cnpq foram essenciais para realização e manutenção de projetos em que a professora Dr^a Leonora Pires Costa teve participação, possibilitando a realização desse trabalho.

Sumário

Agradecimentos	4
Lista de tabelas.....	6
Lista de figuras	7
Resumo.....	8
Abstract	9
Introdução.....	10
Materiais e Métodos.....	13
Coleta de dados	13
i. Amostras.....	13
ii. Pontos anatômicos (<i>landmarks</i>).....	20
Análise de dados.....	21
Resultados.....	24
Discussão.....	32
Conclusão	34
Referências bibliográficas	35
Apêndice A – Localização dos marcos anatômicos (adaptado de Maestri et al. 2016).....	39
Apêndice B – Filogenia das espécies utilizadas no estudo. Fonte: adaptado de Small_phylogeny, da base de dados PHYLACINE 1.2	43

Lista de tabelas

Tabela 1: Quantidade de espécies e espécimes medidas pertencentes as 7 famílias utilizadas.....	13
Tabela 2: Lista dos espécimes utilizados e alguns classificadores usados (Família, espécie, sexo, dieta majoritária e dieta em % de cada material)	15
Tabela 3: Compilação dos resultados das ANOVA de Procrustes sobre o tamanho do centroide e forma para cada uma das vistas cranianas.....	25
Tabela 4: Resultado da Análise de função discriminante (DFA) entre machos e fêmeas. Distância entre as médias (em Procrustes e Mahalanobis), teste t-quadrado e seu p-valor correspondente.	25
Tabela 5: Resultado da Análise de regressão com os valores de residuais para correção do efeito de forma.....	25
Tabela 6: Distâncias resultado das análises de função discriminante (DFA) entre os três tipos de dietas majoritárias par a par, resultado do teste T-quadrado e p-valor correspondente.....	26
Tabela 7: Maiores e menores distâncias de Mahalanobis de todas as vistas cranianas entre os classificadores de níveis taxonômicos família, gênero e espécie pela análise de variáveis canônicas	28
Tabela 8: Mapeamento filogenético com testes de permutação contra a hipótese nula de ausência de sinal filogenético (1000 rodadas de randomização)	31

Lista de figuras

- Figura 1:** Exemplo de localização dos marcos anatômicos no espécime UFES-260 (*Akodon cursor*). Lista completa com descrição dos marcos anatômicos encontra-se no Apêndice A. 20
- Figura 2:** Cladograma das famílias utilizadas no trabalho. Fonte: adaptado de Small_phylogeny, da base de dados PHYLACINE 1.2 (Faubry et al. 2018), disponível em Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.bp26v20> 22
- Figura 3:** Plotagem dos pontos anatômicos dos 91 espécimes em cada uma das vistas cranianas (da esquerda para direita: dorsal e ventral acima, lateral e mandíbula abaixo). Os pontos mais escuros representam as médias das medidas. 24
- Figura 4:** Análise de variáveis canônicas entre as dietas nas diferentes vistas cranianas (da esquerda para direita, de cima para baixo: dorsal, ventral, lateral e mandíbula). Dieta majoritária de invertebrados em vermelho, plantas em verde e vertebrados em azul. Elipses de igual frequência com 95% de probabilidade. 27
- Figura 5:** Gráfico da CVA (análises de variáveis canônicas) com família como grupo de amostras para as vistas cranianas dorsal, ventral, lateral e mandíbula..... 29
- Figura 6:** Cladograma resultante do mapeamento de filogenia, que utilizou o logaritmo do tamanho do centroide como base de dados. Em destaque (quadrado vermelho) Sciuridae e Dasyproctidae, as famílias que não foram reconstruídas de acordo com o cladograma que representa as relações filogenéticas das famílias. 31

Resumo

Rodentia é a ordem de mamíferos mais diversa em todo o mundo, padrão que é observado principalmente nos neotrópicos, conforme as listas de espécies a nível regional e nacional. Possui distribuição cosmopolita com grande diversidade de dietas e hábitos locomotores. Suas principais características diagnósticas são cranianas e dentais. Portanto neste trabalho o crânio foi utilizado como objeto de estudo, analisando sua interação com fatores alométricos, dieta, sexo e parentesco. As 32 espécies estudadas ocorrem no Espírito Santo e são pertencentes a 7 famílias da ordem. A ferramenta utilizada nessa investigação foi a morfometria geométrica, utilizando nas análises dos dados testes estatísticos multivariados como análises discriminantes, regressões e análise das variáveis canônicas. Não foi verificado dimorfismo sexual para todas as espécies são analisadas, porém há diferenciação na forma e tamanho do crânio. A comparação entre os herbívoros e insetívoros mostrou que há diferenças morfológicas entre as espécies com dietas diferentes, mesmo quando elas possuem parentesco filogenético. Ainda assim, as árvores, quando reconstruídas com base nos caracteres cranianos, tiveram o mesmo resultado em todas as vistas avaliadas, tanto do crânio quanto mandíbula, conseguindo manter praticamente todas as relações de parentesco entre as famílias corretamente (exceto Sciuridae e Dasyproctidae). A alometria, entretanto, não é um fator de variação no crânio de roedores, alcançando valores desprezíveis de regressão. Porém, esse trabalho mostrou ser possível diferenciar diferentes tipos de dieta e relações de parentesco pela morfometria geométrica do crânio de roedores.

Palavras-chave: morfometria geométrica, Rodentia, dieta, parentesco

Abstract

Rodentia is the most specious order in the world, a pattern mainly observed in the Neotropics, including Brazil as well, according to regional and national species lists. It has cosmopolitan distribution with a great diversity of diets and locomotive habits. Its key synapomorphies are cranial and dental characteristics. Accordingly, I used the skull as the object in this study, analyzing its interaction with allometric factors, diet and phylogeny. The 32 species utilized in this study occur in Espírito Santo state, Brazil, and belong to 7 families of the Order. The tool used in this investigation was the geometric morphometry, using in the data analyses multivariate statistical tests, discriminant analyses, regressions and analysis of canonical variables. No sexual dimorphism was observed when all species were analysed, but there was differentiation in the shape and size of the skull. Comparisons between herbivores and insectivores showed that there are morphological differences between species with different diets, even when they have a close phylogenetic relationship. Still, the trees recovered, based on cranial characters, had the same result in all views, managing to maintain virtually all kinship relationships between families correctly (only replacing Sciuridae and Dasyproctidae). Allometry, however, is not a variation factor in the skull of rodents, reaching negligible regression values. It was then shown that it is possible to differentiate different types of diet and kinship relations by the geometric morphometry of the rodent skull.

Keywords: geometric morphometry, Rodentia, diet, phylogeny.

Introdução

O estudo da forma, mesmo sendo uma ferramenta fundamental para a identificação e classificação, recebeu por muito tempo pouca importância dentro da biologia ou perante a filosofia desde a época de Aristóteles, permanecendo assim até o desenvolvimento das ideias sobre evolução e recapitulação da filogenia pela ontogenia de Charles Darwin e Ernst Haeckel (Mayr, 1998). Além de suscitar um interesse renovado pela morfologia, estes naturalistas, e respectivas teorias, reuniram ainda argumentos para o parentesco único da vida, bem como a expressão de novas formas no decorrer do surgimento de linhagens em novos ambientes, aliando desta maneira os fatores variação, descendência, desenvolvimento, forma e função (McKinney, 1988).

Estudos da morfologia podem auxiliar no entendimento de fenômenos de especiação e de interações entre organismos (Lauder, 1990), em estudos ontogenéticos, na caracterização de dimorfismo sexual, no estudo de filogenias de espécies aparentadas (Moraes, 2003) e na distribuição geográfica da diversidade (Reis et al., 2002; Mullin et al. 2004; Aguilera & Corti, 1994). São utilizados também na identificação taxonômica. Então, os dentes e principalmente a série molar, assim como a morfologia do crânio como um todo, mas notavelmente extremidades e forames, estão entre as principais características diagnósticas para mamíferos. Assim, estudos sistemáticos, incluindo descrição de novas espécies, dependem principalmente do exame de material osteológico de espécimes de museu. A identificação de morfotipos podem ser congruentes com a classificação molecular de espécies mesmo em simpatria, como no caso de três espécies de *Mastomys* investigado por Lalis et al. (2009) ou de *Akodon* no trabalho de Maestri et al. (2016).

A morfometria geométrica foi tida como o método revolucionário em estudos morfométricos (Rohlf & Marcus, 1993), apresentando novas maneiras de coletar os dados e analisá-los, contrastantes com os da morfometria tradicional. Adams et al. (2004) reuniram os avanços dos primeiros 10 anos de método, principalmente sobre teorias estatísticas da forma e análises multivariadas, apresentaram um protocolo sobre as principais análises e discutiram possíveis direções futuras (em especial as aplicações em outros campos como genética e evolução). Em 2013, o tema foi mais uma vez abordado em uma revisão, porém trazendo um histórico dos usos do método

e como o avanço tecnológico (programas computacionais) permitiu novas aplicações e quais barreiras ainda precisam ser transpostas para amadurecimento de áreas e campos de aplicação da morfometria geométrica (Adams et al., 2013).

Os pequenos mamíferos respondem pela maior diversidade de mamíferos neotropicais e também mundial. No Brasil, na mais recente revisão, Paglia et al. (2012) indicam a ocorrência de 701 espécies de mamíferos, distribuídos em 243 gêneros, 50 famílias e 12 ordens, sendo Rodentia e Chiroptera as mais diversas, com respectivamente 34,7% e 24,8% das espécies de mamíferos brasileiras. Muitas destas com ocorrência na Mata Atlântica, que detém a segunda maior diversidade de mamíferos entre os biomas do Brasil.

Antes da última revisão da lista de espécies de mamíferos do Espírito Santo, realizada por Moreira et al. (2008), a ordem Rodentia, a segunda mais diversa do estado, contava com 34 espécies. Porém, houve aumento no número de espécies que, conforme expectativa dos autores, foi devido aos avanços recentes sobre a sistemática de pequenos mamíferos neotropicais, totalizando então nesse novo levantamento, 54 espécies de roedores com ocorrência no Estado.

No Brasil as 234 espécies de roedores estão distribuídas em 9 famílias e 74 gêneros (Paglia et al., 2012); esse trabalho, mesmo com 32 espécies, contemplou 7 famílias, sendo esse o nível taxonômico mais discutido pela robustez dos dados. Este trabalho teve como objetivo avaliar e quantificar a importância de fatores ecológicos, filogenéticos e alométricos na variação de forma do crânio de roedores com ocorrência no Espírito Santo, elucidando quais fatores influenciam na forma craniana e podendo auxiliar em análises evolutivas do grupo.

Utilizei neste trabalho o crânio de roedores como objeto de estudo, analisando sua interação com o tamanho, dieta e parentesco. Para isso, considerei alometria como o estudo do tamanho e suas consequências, de acordo com a definição de Gould (1966) e que a variação alométrica da forma seja consequência da variação no tamanho. No trabalho de Porto et al. (2013) sobre variação de tamanho e evolução, a ordem Rodentia não se comportou como uma unidade: metade das famílias utilizadas tiveram um resultado diferente da outra metade, tanto na análise de integração (homogeneidade ou heterogeneidade do grupo), como na de flexibilidade e restrições evolucionárias e também crescimento pós-natal, evidenciando assim a importância de mais estudos com essa ordem e suas famílias.

Diversas fontes alimentares são consumidas pelos roedores, existindo espécies generalistas, especialistas e oportunistas. A ordem, pela divisão de dietas em Paglia et al. (2012), contém espécies frugívoras, folívoras, granívoras, herbívoras pastadoras, predadoras de sementes, insetívoras e onívoras. Já na base de dados PHYLACINE, a dieta é organizada pela quantidade, em porcentagem, de material consumido nas categorias: plantas, vertebrados e invertebrados.

Três hipóteses foram então investigadas nesse trabalho: a principal causa de variação na forma do crânio de roedores ser a variação de tamanho e crescimento de estruturas; crânios de táxons com mesmo tipo de dieta são mais semelhantes entre si do que entre táxons de dietas diferentes, independente do parentesco; crânios de táxons mais próximos filogeneticamente são mais semelhantes do que os crânios de táxons menos aparentados.

Materiais e Métodos

Coleta de dados

i. Amostras

Inicialmente, foi realizado um levantamento das espécies de roedores que ocorrem no Espírito Santo utilizando a lista de mamíferos disponível para o estado (Moreira et al., 2008) e a rede *speciesLink* (disponível em: <http://www.splink.org.br/>), para atualizar o número de espécimes depositados em museus, totalizando 53 espécies de roedores. Dessas, foram utilizadas 35 espécies, por estarem depositadas na coleção biológica da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES-MAM) e com identificação segura feita por especialistas. Os indivíduos foram selecionados por possuírem sínclanos (crânio e mandíbula) em boas condições e pertencentes à espécimes adultos, seguindo o padrão de erupção dental apresentado por Voss (1991), porém sem diferenciação da classe etária. Foram selecionados 91 espécimes pertencentes a 7 famílias (Tabela 1), algumas espécies contavam apenas 1 ou 2 espécimes, mas quando disponível na coleção, foram selecionados 3 espécimes de cada espécie (Tabela 2).

Tabela 1: Quantidade de espécies e espécimes medidas pertencentes as 7 famílias utilizadas

Família	Espécies	Espécimes
Caviidae	1	3
Cricetidae	20	56
Dasyproctidae	1	1
Echimyidae	6	14
Erethizontidae	2	5
Muridae	3	9
Sciuridae	1	3

A avaliação dos crânios foi feita por meio de fotografias. Os crânios foram dispostos paralelamente a câmera Canon EOS Rebel T5i e lente Canon 24-70 mm (com função macro) que estava acoplada em uma estativa. As vistas cranianas registradas foram a dorsal, ventral e lateral, e as vistas lateral e dorsal da mandíbula, sendo que esta última não foi utilizada nas análises desse trabalho, mas o registro foi incluído no site sobre mamíferos do Espírito Santo (disponível em:

<http://mames.ufes.br/>). Para posterior colocação de escala equivalente, os sínclônios foram registrados com uma régua milimetrada e utilizada massa de modelar para melhor posicionar o material osteológico.

Os dados de dieta e filogenia foram obtidos na base de dados PHYLACINE (Faurby et al., 2018). Estes conteúdos estão presentes na plataforma DRYAD (disponível em: <https://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad.bp26v20>) e os arquivos utilizados foram o Trait_data e Small_phylogeny. Ambos foram editados para manter apenas as espécies do estudo. A dieta quantitativa da base de dados foi utilizada como categórica no trabalho, o tipo de alimento consumido com maior porcentagem foi considerado como categoria.

Tabela 1: Lista dos espécimes utilizados e alguns classificadores usados (Família, espécie, sexo, dieta majoritária e dieta em % de cada material)

Família	Espécime	Espécie	Sexo	Dieta majoritária	Dieta Planta	Dieta Vertebrado	Dieta Invertebrado
Caviidae	UFES 1215	<i>Cavia fulgida</i>	F	Planta	100	0	0
Caviidae	UFES 282	<i>Cavia fulgida</i>	F	Planta	100	0	0
Caviidae	UFES 283	<i>Cavia fulgida</i>	F	Planta	100	0	0
Cricetidae	UFES 1942	<i>Akodon cursor</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 260	<i>Akodon cursor</i>	F	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 551	<i>Akodon cursor</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1020	<i>Akodon mystax</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1030	<i>Akodon mystax</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1808	<i>Akodon mystax</i>	F	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1039	<i>Akodon serrensis</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1040	<i>Akodon serrensis</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1041	<i>Akodon serrensis</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 2190	<i>Blarinomys breviceps</i>	M	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 2193	<i>Blarinomys breviceps</i>	M	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 555	<i>Blarinomys breviceps</i>	M	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 2629	<i>Calomys cerqueirai</i>	F	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 1620	<i>Calomys laucha</i>	F	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 133	<i>Cerradomys vivoi</i>	M	Planta	80	0	20

Família	Espécime	Espécie	Sexo	Dieta majoritária	Dieta Planta	Dieta Vertebrado	Dieta Invertebrado
Cricetidae	UFES 1561	<i>Cerradomys vivoi</i>	F	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 966	<i>Cerradomys vivoi</i>	F	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 1227	<i>Delomys sublineatus</i>	M	Planta	76	2	22
Cricetidae	UFES 2222	<i>Delomys sublineatus</i>	M	Planta	76	2	22
Cricetidae	UFES 2223	<i>Delomys sublineatus</i>	F	Planta	76	2	22
Cricetidae	UFES 2134	<i>Euryoryzomys russatus</i>	F	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 2135	<i>Euryoryzomys russatus</i>	M	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 1550	<i>Hylaeamys laticeps</i>	M	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 1552	<i>Hylaeamys laticeps</i>	?	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 2485	<i>Hylaeamys laticeps</i>	F	Planta	80	0	20
Cricetidae	UFES 2267	<i>Juliomys pictipes</i>	M	Planta	100	0	0
Cricetidae	UFES 2268	<i>Juliomys pictipes</i>	M	Planta	100	0	0
Cricetidae	UFES 557	<i>Juliomys pictipes</i>	F	Planta	100	0	0
Cricetidae	UFES 2197	<i>Necromys lasiurus</i>	F	Invertebrado	30	0	70
Cricetidae	UFES 2200	<i>Necromys lasiurus</i>	F	Invertebrado	30	0	70
Cricetidae	UFES 259	<i>Necromys lasiurus</i>	M	Invertebrado	30	0	70
Cricetidae	UFES 269	<i>Nectomys squamipes</i>	M	Vertebrado	30	40	30
Cricetidae	UFES 270	<i>Nectomys squamipes</i>	F	Vertebrado	30	40	30
Cricetidae	UFES 437	<i>Nectomys squamipes</i>	M	Vertebrado	30	40	30

Família	Espécime	Espécie	Sexo	Dieta majoritária	Dieta Planta	Dieta Vertebrado	Dieta Invertebrado
Cricetidae	UFES 278	<i>Oecomys catherinae</i>	M	Planta	99	0	1
Cricetidae	UFES 279	<i>Oecomys catherinae</i>	M	Planta	99	0	1
Cricetidae	UFES 902	<i>Oecomys catherinae</i>	M	Planta	99	0	1
Cricetidae	UFES 1176	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	M	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 1177	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	F	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 1179	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	F	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 1181	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	F	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 1639	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	M	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 580	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	M	Planta	70	0	30
Cricetidae	UFES 1744	<i>Oxymycterus caparaoe</i>	M	Invertebrado	11	0	89
Cricetidae	UFES 1747	<i>Oxymycterus caparaoe</i>	M	Invertebrado	11	0	89
Cricetidae	UFES 1749	<i>Oxymycterus caparaoe</i>	M	Invertebrado	11	0	89
Cricetidae	UFES 2606	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 2607	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 281	<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	M	Invertebrado	20	0	80
Cricetidae	UFES 1475	<i>Rhipidomys mastacalis</i>	M	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 609	<i>Rhipidomys mastacalis</i>	F	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 610	<i>Rhipidomys mastacalis</i>	F	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 1812	<i>Thaptomys nigrita</i>	F	Invertebrado	0	0	100

Família	Espécime	Espécie	Sexo	Dieta majoritária	Dieta Planta	Dieta Vertebrado	Dieta Invertebrado
Cricetidae	UFES 2363	Thaptomys nigrita	M	Invertebrado	0	0	100
Cricetidae	UFES 905	Thaptomys nigrita	M	Invertebrado	0	0	100
Dasyproctidae	UFES 2072	Dasyprocta leporina		Planta	90	0	10
Echimyidae	UFES 835	Euryzygomatomys spinosus	F	Planta	100	0	0
Echimyidae	UFES 284	Phyllomys lamarum	F	Planta	100	0	0
Echimyidae	UFES 620	Phyllomys pattoni	F	Planta	90	0	10
Echimyidae	UFES 908	Phyllomys pattoni	M	Planta	90	0	10
Echimyidae	UFES 910	Phyllomys pattoni	F	Planta	90	0	10
Echimyidae	UFES 1621	Trinomys graciosus	F	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 1817	Trinomys graciosus	M	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 1835	Trinomys graciosus	M	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 632	Trinomys paratus	M	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 641	Trinomys paratus	F	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 684	Trinomys paratus	F	Planta	80	0	20
Echimyidae	UFES 150	Trinomys setosus	F	Planta	100	0	0
Echimyidae	UFES 2043	Trinomys setosus	F	Planta	100	0	0
Echimyidae	UFES 2347	Trinomys setosus	M	Planta	100	0	0
Erethizontidae	UFES 136	Coendou insidiosus	M	Planta	100	0	0
Erethizontidae	UFES 2845	Coendou insidiosus	F	Planta	100	0	0

Família	Espécime	Espécie	Sexo	Dieta majoritária	Dieta Planta	Dieta Vertebrado	Dieta Invertebrado
Erethizontidae	UFES 928	Coendou insidiosus	M	Planta	100	0	0
Erethizontidae	UFES 1183	Coendou spinosus	M	Planta	100	0	0
Erethizontidae	UFES 2319	Coendou spinosus	F	Planta	100	0	0
Muridae	UFES 17	Guerlinguetus brasiliensis	M	Planta	100	0	0
Muridae	UFES 760	Guerlinguetus brasiliensis	M	Planta	100	0	0
Muridae	UFES 762	Guerlinguetus brasiliensis	M	Planta	100	0	0
Muridae	UFES 1610	Mus musculus	F	Planta	80	0	20
Muridae	UFES 1971	Mus musculus	F	Planta	80	0	20
Muridae	UFES 2010	Mus musculus	M	Planta	80	0	20
Muridae	UFES 1511	Rattus norvegicus	M	Planta	70	0	30
Muridae	UFES 1512	Rattus norvegicus	M	Planta	70	0	30
Muridae	UFES 2011	Rattus norvegicus	M	Planta	70	0	30
Muridae	UFES 1486	Rattus rattus	F	Planta	70	0	30
Muridae	UFES 18	Rattus rattus	F	Planta	70	0	30
Muridae	UFES 618	Rattus rattus	M	Planta	70	0	30

ii. Pontos anatômicos (*landmarks*)

A marcação dos *landmarks* (pontos anatômicos) foi feita no software ImageJ (disponível em <https://imagej.nih.gov/ij/download.html>) (Figura 1) orientada pelo modelo proposto por Maestri et al. (2016) com algumas modificações (Apêndice A) como a padronização da localização dos pontos (pares na parte superior e ímpares na inferior para as vistas cranianas simétricas) e alteração do ponto 3 da mandíbula lateral para máxima curvatura entre o alvéolo incisivo (ponto 1) e alvéolo molar (ponto 4). Os 70 pontos estão distribuídos em quatro vistas: crânio dorsal (19), crânio lateral (15), crânio ventral (25) e mandíbula lateral (11). A escala equivalente e corte da imagem também foi feita utilizando o ImageJ. Os dados resultantes do software, para cada espécime, foram os conjuntos de pontos (RoiSet) e a tabela de coordenadas já em centímetros (Results).

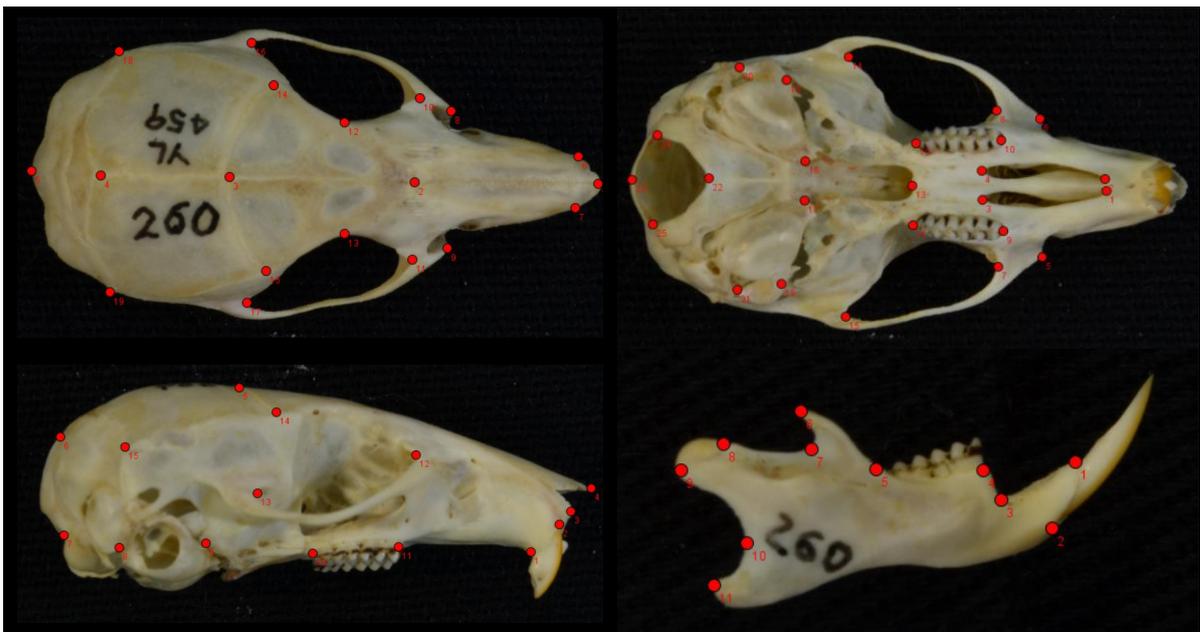


Figura 1: Exemplo de localização dos marcos anatômicos no espécime UFES-260 (*Akodon cursor*). Lista completa com descrição dos marcos anatômicos encontra-se no Apêndice A.

Análise de dados

Os crânios foram marcados duas vezes para avaliar possíveis erros de medição e as coordenadas finais dos espécimes foram calculadas pela média entre as duas marcações.

A morfometria geométrica foi a ferramenta utilizada nesse trabalho, com o programa MorphoJ, desenvolvido por Klingenberg (2011) para as análises. As coordenadas dos marcos anatômicos de cada vista foram inseridas como nova base de dados e realizada a operação preliminar análise generalizada de Procrustes (GPA), chamada no programa de New Procrustes Fit, que resultou na centralização (centroide na intersecção dos eixos), escalonamento (razão das distâncias com o tamanho do centroide) e a remoção dos efeitos de orientação (como rotação), restando apenas a informação da forma, como descrito por Adams et al. (2004) o que possibilita a comparação entre diferentes indivíduos. Esse novo ajuste de Procrustes gera informações sobre o tamanho do centroide e as coordenadas de Procrustes, sendo estes dados utilizados pelo programa para criação da matriz de covariância e todas as demais análises.

Como as coordenadas de Procrustes não estão no plano Euclidiano, mas sim em um espaço curvo, os métodos de análises estatísticas multivariadas não podem ser aplicados diretamente, sendo necessária uma projeção desses pontos em um espaço tangente euclidiano, por exemplo, a representação do globo terrestre em mapas bidimensionais (Fornel & Cordeiro-Estrela, 2012). Por isso, as novas coordenadas pós-GPA são chamadas coordenadas de Procrustes e as distâncias entre elas de distâncias de Procrustes.

Os registros de marcos anatômicos de cada espécime foram inseridos no programa como variáveis e as demais informações como identificadores. No presente trabalho, utilizei 9 classificadores: número de catálogo do espécime, família, gênero, espécie, sexo, dieta plantas (em %), dieta vertebrado (em %), dieta invertebrado (em %) e dieta majoritária. Após inserir os identificadores, realizei a Procrustes ANOVA, um método para quantificar quantidades relativas de variação em diferentes níveis (Klingenberg & McIntyre 1998). Essa análise tem como propósito a avaliação de erros de imagem e digitalização, assimetria e a variação entre os indivíduos, gerando dados sobre a forma e tamanho do centroide, tanto sobre o efeito individual quanto residual e seus parâmetros: soma dos quadrados (SS), graus de liberdade (df), estatística F

de Goodall (F statistics), P-valor paramétrico, bem como o Traço de Pillai e o P-valor paramétrico associado, que foram utilizados para comparar todas as espécies estudadas.

A verificação do efeito alométrico (interação da forma com tamanho) foi feita utilizando a Análise de Regressão, com variáveis provenientes dos dados pós-GPA. Como a amplitude de variação de tamanhos entre as espécies é grande, a variável independente utilizada foi o logaritmo do tamanho do centroide e as coordenadas de Procrustes as variáveis dependentes. Depois, foi realizada uma nova regressão com os valores de resíduos como dependente, para correção do efeito de forma. A regressão multivariada é o melhor método para estudar a alometria com dados de morfometria geométrica e o MorphoJ é flexível quanto ao tipo de regressão, descritas por Klingenberg (2016), podendo ser múltipla, quando há mais de uma variável independente ou multivariada, quando há mais de uma variável dependente.

Para comparação entre forma do crânio e o componente ecológico, os dados de dieta com as porcentagens dos materiais consumidos (plantas, invertebrados e vertebrados) foram utilizados qualitativamente como dieta majoritária. Após isso, foram realizadas análise de função discriminante (DFA) par a par e também análise das variáveis canônicas (CVA).

Nas análises com filogenia, a árvore do PHYLACINE foi editada no Mesquite (Maddison & Maddison, 2018) para constar apenas os táxons que foram medidos (Apêndice B). Para as análises e discussões do trabalho o cladograma importado no MorphoJ foi a árvore de famílias (Figura 2).

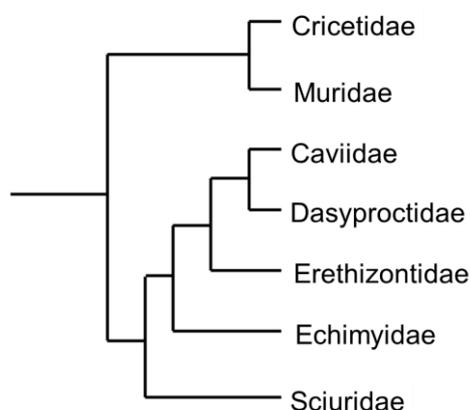


Figura 2: Cladograma das famílias utilizadas no trabalho. Fonte: adaptado de Small_phylogeny, da base de dados PHYLACINE 1.2 (Faubry et al. 2018), disponível em Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.bp26v20>

O mapeamento de filogenia do próprio programa utiliza o método de parcimônia “*squared-change*”, descrito por Maddison (1991) para mapear dados em filogenias, reconstruindo os nós internos das árvores, servindo para explicar a mudança do traço ou os efeitos da filogenia. Conforme Klingenberg & Gidaszewski (2010), foi feito também o teste de permutação para o sinal filogenético dos dados, que testa a hipótese nula da completa ausência de um sinal filogenético ao permutar aleatoriamente os dados fenotípicos (forma e tamanho) entre os táxons terminais na análise. Foram feitas DFAs, que examinam a separação entre dois grupos de observações, entre os pares de grupos filogenéticos com maior distância de Mahalanobis para melhor observar as diferenças na forma. Entre as famílias, gêneros e espécies foi feita CVA, por permitir analisar mais de dois grupos por vez e encontrar as características da forma que melhor distinguem entre vários grupos de amostras.

Resultados

A figura 3 mostra a representação gráfica dos 70 pontos anatômicos, após a GPA, marcados nas quatro vistas cranianas dos 91 espécimes.

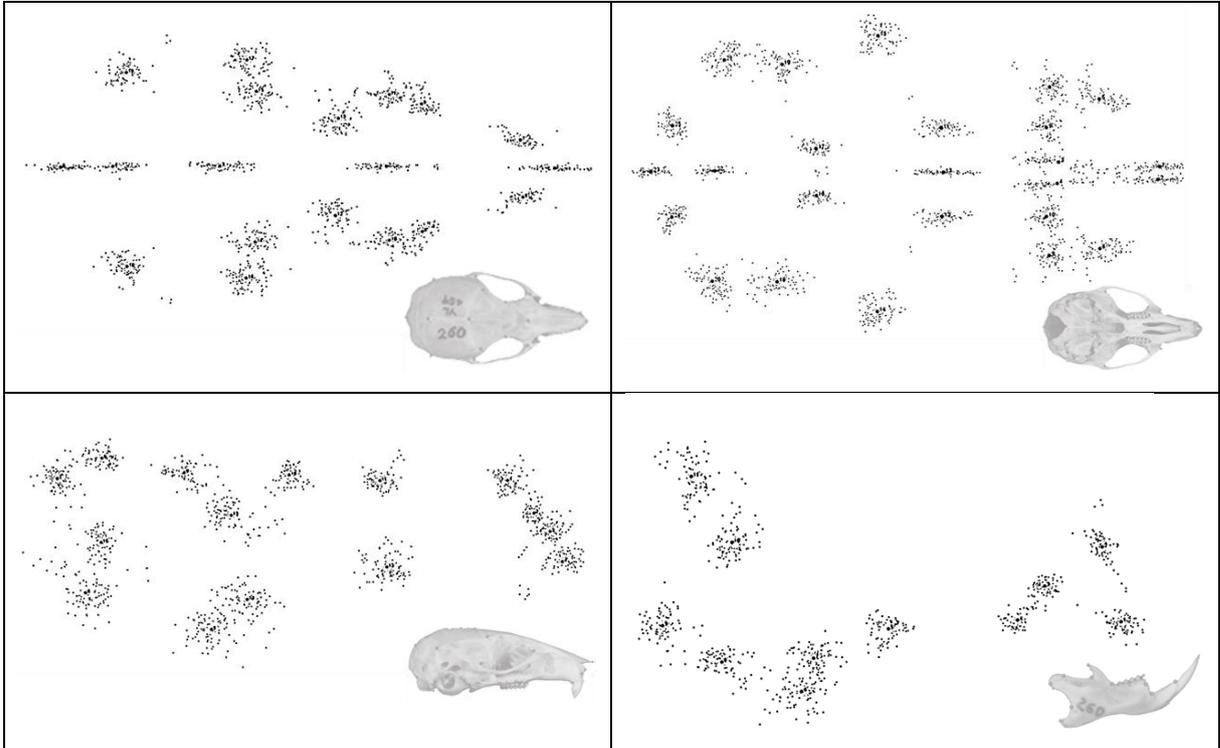


Figura 3: Plotagem dos pontos anatômicos dos 91 espécimes em cada uma das vistas cranianas (da esquerda para direita: dorsal e ventral acima, lateral e mandíbula abaixo). Os pontos mais escuros representam as médias das medidas.

Foi observada diferença significativa ($p < 0,0001$) do tamanho e forma (Tabela 3) dos crânios quando todas as espécies são comparadas entre si pela ANOVA de Procrustes realizada em cada vista, mostrando portanto existir diferença no tamanho e forma do crânio entre as diferentes espécies. Pela DFA em todas as vistas do crânio e mandíbula não há diferença significativa entre crânios de machos e fêmeas (Tabela 4) quando todas as espécies são analisadas.

Tabela 1: Compilação dos resultados das ANOVA de Procrustes sobre o tamanho do centroide e forma para cada uma das vistas cranianas

Fator	ANOVA	Dorsal	Lateral	Ventral	Mandíbula
Tamanho	Soma dos quadrados (SS)	478,287	451,094	541,581	134,459
	Média dos quadrados (MS)	14,494	13,670	16,412	4,075
	Graus de liberdade (df)	33	33	33	33
	Estatística F	81,850	65,950	98,520	79,510
	P (valor)	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001
Forma	Soma dos quadrados (SS)	0,703	0,556	0,626	0,798
	Média dos quadrados (MS)	0,001	0,001	0,000	0,001
	Graus de liberdade (df)	1122	858	1518	594
	Estatística F	7,560	5,760	6,130	6,960
	P (valor)	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001
	Pillai tr.	17,480	15,590	20,780	11,310
	P (valor)	<,0001	<,0001	<,0001	<,0001

Tabela 2: Resultado da Análise de função discriminante (DFA) entre machos e fêmeas. Distância entre as médias (em Procrustes e Mahalanobis), teste t-quadrado e seu p-valor correspondente.

	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Distância de Procrustes	0,030	0,026	0,029	0,039
Distância de Mahalanobis	1,818	2,533	1,495	1,254
T-quadrado	71,434	138,730	48,322	34,002
P-valor	0,189	0,110	0,183	0,109

Para cálculo do efeito alométrico, foram feitas duas regressões, sendo a última com os valores de resíduos da primeira, para assim retirar as informações do tamanho e restando apenas a informação da forma. O coeficiente previsto pela regressão na vista dorsal foi 11%, ventral 22%, lateral 10% e mandíbula 8% (Tabela 5). Demais valores de soma dos quadrados (total e predita) também são resultantes da análise de regressão.

Tabela 3: Resultado da Análise de regressão com os valores de residuais para correção do efeito de forma

Soma dos Quadrados (SS)	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Total	0,976	1,031	0,809	1,086
Predita	0,112	0,229	0,087	0,090
Residual	0,864	0,802	0,722	0,996
Regressão predita	11,51%	22,20%	10,72%	8,03%

Na tabela 6 estão apresentados os resultados das DFA par a par dos tipos de dieta (fator ecológico qualitativo), tanto pela distância de Mahalanobis quanto de Procrustes. A relação de proximidade entre os grupos de dieta é a mesma em todas as vistas cranianas, com os de dieta predominante de invertebrados mais próximos dos herbívoros e mais distante do grupo, que é constituído por uma única espécie (*Nectomys squamipes*), de dieta majoritariamente baseada em vertebrados. Também foram realizadas CVA's e foi possível aferir separação entre as espécies de dieta predominante de invertebrados e as que consomem mais plantas pela CV1 e entre esses dois grupos e a espécie de dieta predominantemente de vertebrados pela CV2 (Figura 4).

Tabela 4: Distâncias resultado das análises de função discriminante (DFA) entre os três tipos de dietas majoritárias par a par, resultado do teste T-quadrado e p-valor correspondente

Dieta majoritária	DFA	Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Invertebrado - Planta	Distância de Procrustes	0,044	0,066	0,052	0,075
	Distância de Mahalanobis	3,211	4,760	3,549	3,593
	T-quadrado	198,227	440,583	244,884	250,956
	P-valor (paramétrico)	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Invertebrado - Vertebrado	Distância de Procrustes	0,094	0,104	0,082	0,096
	Distância de Mahalanobis	17,798	16,443	20,092	17,471
	T-quadrado	861,245	735,108	1097,575	829,875
	P-valor (paramétrico)	0,685	0,723	0,019	<.0001
Planta - Vertebrado	Distância de Procrustes	0,094	0,073	0,066	0,046
	Distância de Mahalanobis	9,082	8,591	6,417	5,145
	T-quadrado	235,090	210,710	117,552	75,567
	P-valor (paramétrico)	0,003	0,404	0,004	0,002

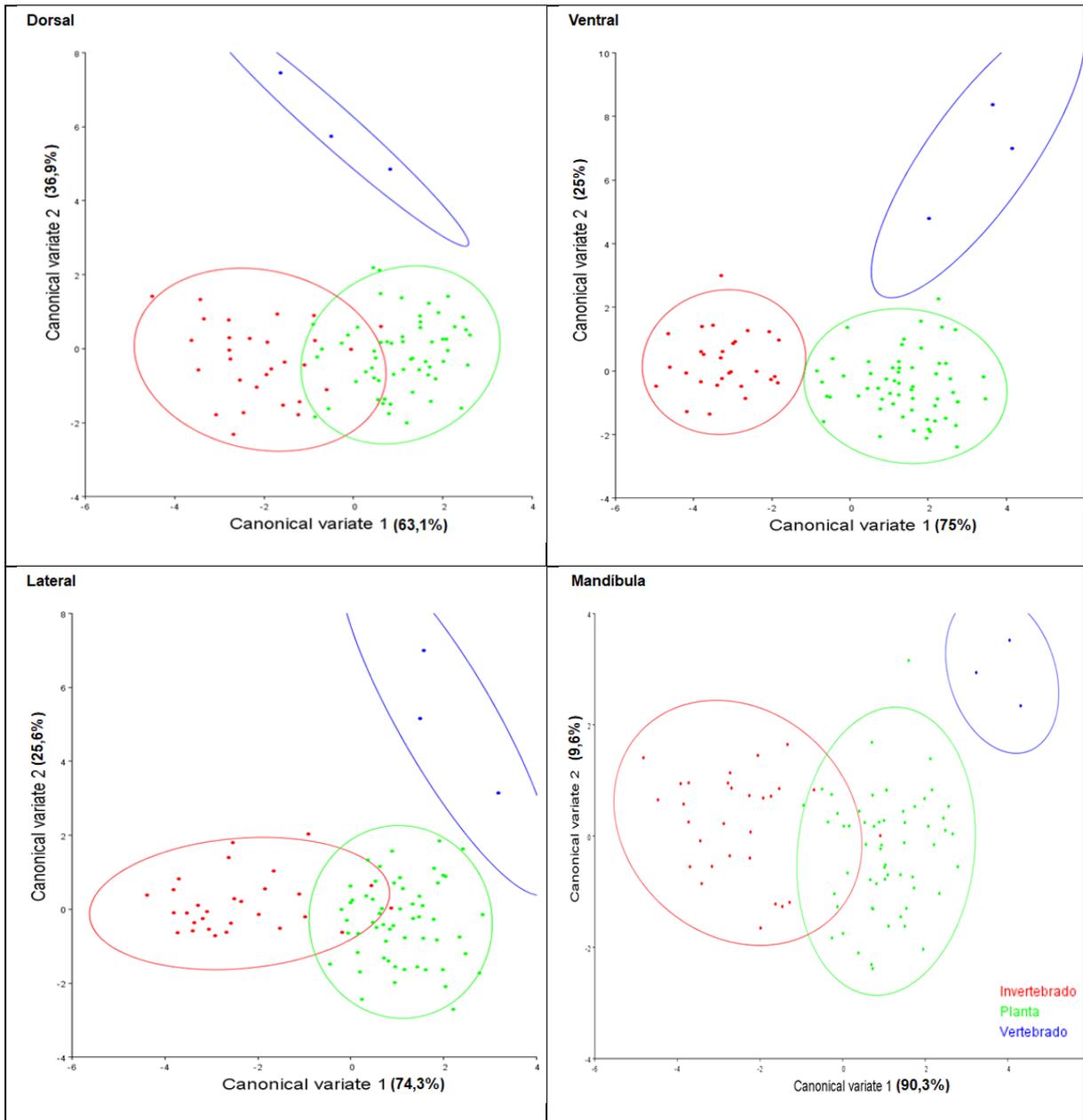


Figura 4: Análise de variáveis canônicas entre as dietas nas diferentes vistas cranianas (da esquerda para direita, de cima para baixo: dorsal, ventral, lateral e mandíbula). Dieta majoritária de invertebrados em vermelho, plantas em verde e vertebrados em azul. Elipses de igual frequência com 95% de probabilidade.

Análises de variáveis canônicas também foram realizadas com os classificadores taxonômicos (família, gênero e espécie), gerando dados de distância de Mahalanobis e Procrustes entre os grupos analisados. As informações de maior e menor distância de Mahalanobis para cada uma das vistas do crânio e mandíbula foram compiladas na tabela a seguir (Tabela 7).

Tabela 5: Maiores e menores distâncias de Mahalanobis de todas as vistas cranianas entre os classificadores de níveis taxonômicos família, gênero e espécie pela análise de variáveis canônicas

		Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Família	maior	Muridae - Sciuridae	Muridae - Dasyproctidae	Erethizontidae - Sciuridae	Caviidae - Sciuridae
	menor	Muridae - Cricetidae	Muridae - Cricetidae	Muridae - Cricetidae	Erethizontidae - Echimyidae
Gênero	maior	<i>Euryoryzomys</i> - <i>Dasyprocta</i>	<i>Mus</i> - <i>Dasyprocta</i>	<i>Oxymycterus</i> - <i>Coendou</i>	<i>Guerlinguetus</i> - <i>Cavia</i>
	menor	<i>Rhipidomys</i> - <i>Juliomys</i>	<i>Euryoryzomys</i> - <i>Cerradomys</i>	<i>Euryoryzomys</i> - <i>Oecomys</i>	<i>Oligoryzomys</i> - <i>Euryoryzomys</i>
Espécie	maior	<i>Oligoryzomys</i> <i>flavescens</i>	<i>Dasyprocta</i> <i>leporina</i>	<i>Coendou</i> <i>insidiosus</i>	<i>Blarinomys</i> <i>breviceps</i>
		<i>Dasyprocta</i> <i>leporina</i>	<i>Oligoryzomys</i> <i>flavescens</i>	<i>Oxymycterus</i> <i>caparaoe</i>	<i>Cavia fulgida</i>
		<i>Rhipidomys</i> <i>mastacalis</i>	<i>Trinomys</i> <i>paratus</i>	<i>Akodon cursor</i>	<i>Euryoryzomys</i> <i>russatus</i>
	menor	<i>Juliomys</i> <i>pictipes</i>	<i>Trinomys</i> <i>setosus</i>	<i>Akodon</i> <i>serrensis</i>	<i>Oligoryzomys</i> <i>nigripes</i>

Na análise entre famílias, é recorrente o resultado de Sciuridae como o grupo mais distante e Muridae e Cricetidae (superfamília Muroidea) os mais próximos, até mesmo se sobrepondo em todas as vistas cranianas, exceto na mandíbula, cuja menor distância e maior sobreposição foi entre Erethizontidae e Echimyidae (Figura 5).

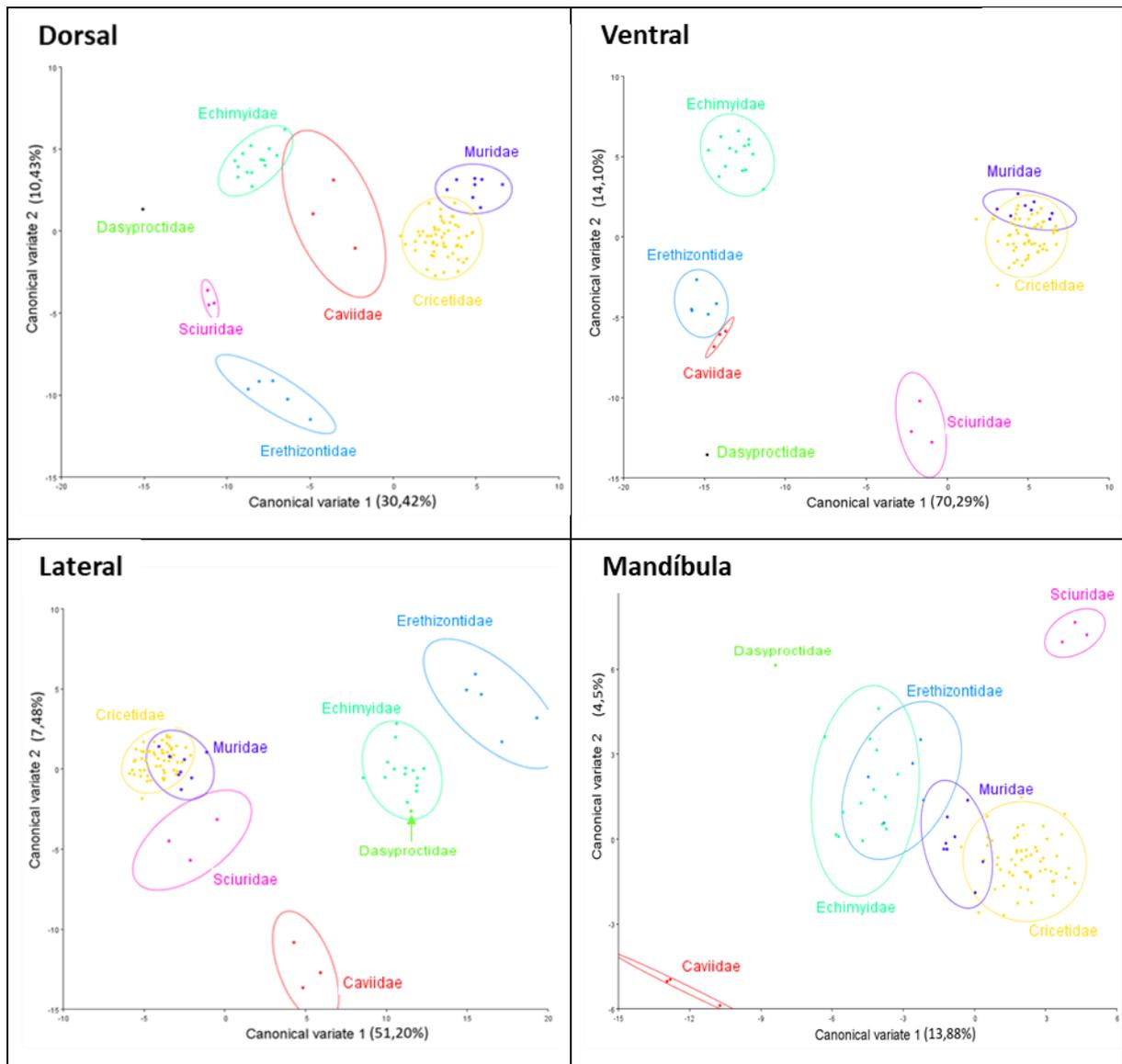


Figura 5: Gráfico da CVA (análises de variáveis canônicas) com família como grupo de amostras para as vistas cranianas dorsal, ventral, lateral e mandíbula.

Os gêneros que apresentaram menor distância de Mahalanobis entre si são pertencentes da mesma família, a diversa Cricetidae. *Rhipidomys* e *Juliomys* na vista dorsal do crânio, *Euryoryzomys* e *Cerradomys* na vista ventral do crânio, *Euryoryzomys* e *Oecomys* na vista craniana lateral e na mandíbula a menor distância foi entre *Oligoryzomys* e *Euryoryzomys*. Já entre as maiores distâncias o resultado não foi uniforme, na vista dorsal do crânio os gêneros *Euryoryzomys* e *Dasyprocta*, pertencentes as famílias Cricetidae e Dasyproctidae respectivamente, o resultado não corresponde com o encontrado na análise de família, cuja maior distância nessa vista craniana foi entre Muridae e Sciuridae. A análise da vista lateral do crânio foi

semelhante, com *Oxymycterus* e *Coendou* das famílias Cricetidae e Erethizontidae respectivamente, enquanto o encontrado na CVA das famílias o resultado para essa vista craniana a maior distância foi entre Erethizontidae e Sciuridae. Já na vista ventral do crânio e na mandíbula o resultado das análises entre gêneros foi correspondente com o encontrado em família, *Mus* e *Dasyprocta* possuíram maior distância assim como Muridae e Dasyproctidae na vista lateral craniana e na mandíbula *Guerlinguetus* e *Cavia* repetiram o encontrado em família com Caviidae mais distante de Sciuridae.

Em todas as vistas do crânio e mandíbula as espécies com menor distância de Mahalanobis são pertencentes à mesma família. Nas vistas cranianas dorsal, lateral e mandíbula as espécies são pertencentes da família Cricetidae, com *Rhipidomys mastacalis* mais próximo de *Juliomys pictipes* na vista dorsal do crânio e na vista craniana lateral *Akodon cursor* e *Akodon serrensis* tiveram a menor distância, enquanto na mandíbula o resultado foi *Euryoryzomys russatus* e *Oligoryzomys nigripes* como espécies com menor distância de Mahalanobis. Na vista lateral do crânio as espécies *Trinomys paratus* e *Trinomys setosus*, pertencentes à família Echimyidae, foram as mais próximas. As espécies que ficaram mais distantes na vista craniana dorsal e também ventral foram *Oligoryzomys flavescens* (Cricetidae) e *Dasyprocta leporina* (Dasyproctidae). *Coendou insidiosus* e *Oxymycterus caparaoe* foram as espécies com maior distância de Mahalanobis pela vista lateral do crânio e esse resultado repete o encontrado na análise dos gêneros e famílias, onde Erethizontidae e Cricetidae também obtiveram maior valor na distância. Já o resultado da mandíbula foi diferente dos anteriores níveis taxonômicos, *Blarinomys breviceps* e *Cavia fulgida*, que pertencem a Cricetidae e Caviidae, respectivamente, foram as espécies com maior distância entre si.

Simplificando a filogenia das espécies em um cladograma de famílias (Figura 2) e utilizando a ferramenta de mapeamento de filogenia, com o logaritmo do tamanho do centroide como matriz de dados, as reconstruções das árvores conseguem recuperar boa parte da filogenia em todas as vistas cranianas, resultando na árvore abaixo (Figura 6). A superfamília Muroidea, que possui maior semelhança de acordo com as CVAs realizadas, foi reconstruída corretamente em todas as simulações, porém a família Sciuridae não foi reconstruída como irmã do grupo Caviomorpha (Caviidae, Dasyproctidae, Erethizontidae e Echimyidae) mas sim no lugar de

Dasyproctidae. As demais famílias foram reconstruídas e mesmo com variação nas distâncias de Mahalanobis entre os grupos as relações filogenéticas se mantiveram.

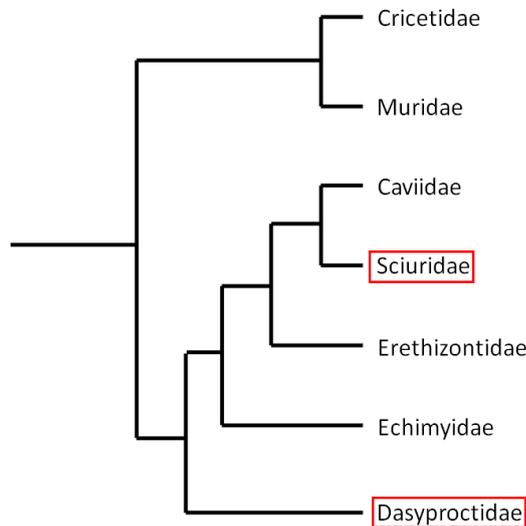


Figura 6: Cladograma resultante do mapeamento de filogenia, que utilizou o logaritmo do tamanho do centroide como base de dados. Em destaque (quadrado vermelho) Sciuridae e Dasyproctidae, as famílias que não foram reconstruídas de acordo com o cladograma que representa as relações filogenéticas das famílias.

Pelo mapeamento de filogenia e o teste de permutação para o sinal filogenético nos dados (tabela 8), a hipótese nula foi rejeitada apenas para a mandíbula quando o dado foi sobre o tamanho do centroide, porém, quando analisada pelo logaritmo do tamanho do centroide, foi rejeitada em todas as vistas cranianas. Pela forma (coordenadas de Procrustes) dos crânios, apenas na vista dorsal a hipótese nula foi válida.

Tabela 6: Mapeamento filogenético com testes de permutação contra a hipótese nula de ausência de sinal filogenético (1000 rodadas de randomização)

		Dorsal	Ventral	Lateral	Mandíbula
Tamanho do centroide	Comprimento da árvore	55,642	60,653	50,506	11,299
	P-valor (H0)	0,064	0,101	0,052	0,038
Log tamanho do centroide	Comprimento da árvore	0,634	0,648	0,595	0,625
	P-valor (H0)	0,023	0,040	0,015	0,015
Coordenadas de Procrustes	Comprimento da árvore	0,057	0,035	0,033	0,060
	P-valor (H0)	0,144	0,020	0,042	0,024

Discussão

Não houve diferença na forma e tamanho dos crânios entre machos e fêmeas quando todos os espécimes são analisados em conjunto, mas isso não significa ausência de dimorfismo sexual em determinadas espécies, caso fossem analisadas individualmente. Geise et al. (2015), por exemplo, demonstraram por morfometria geométrica a presença de dimorfismo sexual em *Akodon cursor* e *A. montensis*, onde cada uma das 20 medidas utilizadas na análise de teste-t e 14 destas apresentaram diferenças entre as duas espécies, sendo os machos maiores que as fêmeas. Em *Oligoryzomys nigripes*, já foi verificado dimorfismo tanto craniano (Machado et al., 2011) quanto em relação ao tamanho do corpo e massa corporal (laeger et al., 2015), também com machos sendo maiores que as fêmeas. Como a análise de função discriminante utiliza as médias nos testes estatísticos e neste trabalho todas as espécies são comparadas entre si, essa diferença entre machos e fêmeas presente em algumas espécies fica mascarada na média global. Mesmo a verificação de dimorfismo sexual não sendo objetivo do trabalho, é importante que essa análise seja feita para elucidar que a variação do tamanho e forma encontrados nesse trabalho não foi pela diferença entre crânios de machos e fêmeas, mesmo que algumas das espécies analisadas possua dimorfismo sexual. Não houve, portanto, influência desse fator nos demais resultados.

As regressões previstas indicam correlações de 0 a 30%, ditas por Mukaka (2012) como desprezíveis, mostrando que não há correlação entre o tamanho e a forma. Assim, a variação na forma do crânio dos roedores analisados não é resultado da variação de tamanho. Klingenberg em 2008 disse que “como a alometria é um importante contribuinte para a integração, vincular o estudo da alometria aos temas mais recentes de integração morfológica e modularidade parece natural e promissor” e o tema realmente passou a ser foco de vários estudos, trazendo importantes resultados sobre a evolução dos caracteres e grupos. Segundo Porto et al. (2009), quanto maior o valor da integração biológica, maior a tendência do tamanho ser a principal fonte de variação na morfologia craniana. Nesse mesmo trabalho, altas taxas de integridade foram encontradas nos Metatheria, Hyracoidea, Lagomorpha, Carnivora e Cingulata, enquanto as menores pertencem à Rodentia (exceto Muridae e Caviidae), Scandentia, Chiroptera e Primates (com *Homo* possuindo o menor índice entre todos os grupos). Em marsupiais didelfídeos a modularidade e integração

morfológica são tão fortemente afetados pela alometria que, quando o tamanho é removido das análises, a diferença entre os resultados entre eles e primatas são insignificantes (Shirai & Marroig, 2010).

A relação entre dieta e morfologia, principalmente craniana, é constantemente investigada, sendo Carnívora um dos principais grupos alvo em estudos do tipo. Os pesquisadores Tseng e Flynn (2015, 2018) indicaram ligação entre as propriedades biomecânicas cranianas e preferência alimentar em carnívoros, apesar dos efeitos filogenéticos e alométricos e também como a forma está correlacionada com variáveis ecológicas de alimentação e não-alimentação. Samuels (2009) descreve o modelo geral de crânio para os roedores de dieta carnívora, insetívora e herbívora. Mesmo quando as histórias evolutivas são independentes, há convergência de morfologia craniana entre dietas similares (Samuels, 2009), demonstrando como a forma reflete a dieta. A estrutura osteológica é utilizada como base para inserção dos músculos, então esses dois conjuntos são correlacionados, e utilizados em estudos sobre mastigação e dieta, possibilitando que a morfometria seja uma importante ferramenta no estudo sobre ecologia até mesmo em espécies extintas. Mesmo com as limitações de classes de dieta que utilizei nesse trabalho, foi possível chegar em resultados semelhantes: as espécies de dieta predominantemente herbívora e os que consomem mais invertebrados são significativamente diferentes, sendo possível então diferenciar o crânio, mesmo de espécies aparentadas, pela dieta. A única espécie que consome majoritariamente vertebrados aparece distante dos insetívoros e mais próximo dos herbívoros, porém não foram obtidas diferenças significativas, pois a elipse de 95% de confiança pela média engloba todos os outros dados.

A família Cricetidae é a única em que são encontradas as três dietas (herbívora, insetívora e carnívora) enquanto as outras famílias são todas herbívoras. Mesmo assim, as relações entre elas são reconstruídas, corroborando com a hipótese de que táxons filogeneticamente mais próximos são mais similares na forma e tamanho que os mais distantes. A rejeição da hipótese nula quando o logaritmo do tamanho do centroide é utilizado nas análises de mapeamento de filogenia, indica presença de sinal filogenético e, portanto, uma tendência das espécies relacionadas se assemelharem (Blomberg et al. 2003) então os métodos comparativos precisam levar em consideração a estrutura filogenética.

Conclusão

Quando todos os espécimes são analisados entre si não há diferença entre machos e fêmeas, indicando que não há influência do sexo dos espécimes nas análises objetivo desse trabalho.

As regressões previstas resultaram em correlações desprezíveis, indicando que os crânios de roedores não possuem padrões alométricos.

Os roedores com dieta predominantemente herbívora e os que consomem mais invertebrados possuem crânios mais semelhantes, com a menor distância entre os grupos analisados, porém significativamente distintos. A única espécie carnívora aparece distante dos insetívoros, porém mais próxima dos herbívoros.

Os três tipos de dieta são encontrados na família Cricetidae, enquanto todas as demais famílias são majoritariamente herbívoras, mesmo assim as relações entre as famílias foram reconstruídas. Houve reconstrução da subfamília Muroidea e quase todas as relações da parvordem Caviomorpha, porém Sciuridae não foi colocada como grupo irmão e sim Dasypoctidae.

A utilização de diversos métodos na investigação dos efeitos da alometria, dieta e parentesco, permitiu melhor entendimento sobre as diferentes abordagens selecionadas para estudo da forma e permitiu a formulação e testes de hipóteses sobre a importância desses fatores nas diferenças morfológicas cranianas.

Referências bibliográficas

ADAMS, Dean C.; ROHLF, F. James; SLICE, Dennis E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, v. 24, n. 1, p. 7, 2013.

ADAMS, Dean C.; ROHLF, F. James; SLICE, Dennis E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, n. 1, p. 5-16, 2004.

AGUILERA, M.; CORTI, M. Craniometric differentiation and chromosomal speciation of the genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). **Zeitschrift für Säugetierkunde**, v. 59, n. 6, p. 366-377, 1994.

BLOMBERG, Simon P.; GARLAND, Theodore; IVES, Anthony R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.

DOS REIS, Sergio F. et al. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. **Journal of Mammalogy**, v. 83, n. 2, p. 345-353, 2002.

FAURBY, Søren et al. PHYLACINE 1.2: The phylogenetic atlas of mammal macroecology. **Ecology**, v. 99, n. 11, p. 2626, 2018.

FAURBY, Søren et al. Data from: PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. **Dryad Digital Repository**, 2018

FORNEL, Rodrigo; CORDEIRO-ESTRELA, Pedro. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. **Temas em Biologia: Edição comemorativa aos**, v. 20, p. 101-120, 2012.

GEISE, Lena; DE MORAES, Diego Astúa; DA SILVA, Harley Sebastião. Morphometric differentiation and distributional notes of three species of *Akodon* (Muridae, Sigmodontinae, Akodontini) in the Atlantic coastal area of Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63, n. 1, p. 63-74, 2005.

GOULD, Stephen Jay. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Reviews**, v. 41, n. 4, p. 587-638, 1966.

IAEGER, Chaiane Teila; DE TONI, João Vicente Loss; MARINHO, Jorge Reppold. Dimorfismo sexual e variação sazonal em uma comunidade de roedores no sul do Brasil. **Perspectiva**, Erechim. v. 39, n.145, p. 53-60, março/2015.

KLINGENBERG, Christian Peter. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 2, p. 353-357, 2011.

KLINGENBERG, Christian Peter. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development genes and evolution**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016.

KLINGENBERG, Christian Peter; GIDASZEWSKI, Nelly A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. **Systematic biology**, v. 59, n. 3, p. 245-261, 2010.

KLINGENBERG, Christian Peter; MCINTYRE, Grant S. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. **Evolution**, v. 52, n. 5, p. 1363-1375, 1998.

LALIS, Aude; EVIN, Allowen; DENYS, Christiane. Morphological identification of sibling species: the case of West African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry. **Comptes Rendus Biologies**, v. 332, n. 5, p. 480-488, 2009.

LAUDER, George V. Functional morphology and systematics: studying functional patterns in an historical context. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 317-340, 1990.

MACHADO, Leonardo F.; PARESQUE, Roberta; CHRISTOFF, Alexandre U. Anatomia comparada e morfometria de *Oligoryzomys nigripes* e *O. flavescens* (Rodentia, Sigmodontinae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, v. 51, n. 3, p. 29-47, 2011.

MADDISON, W. P. e D.R. MADDISON. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>.

MADDISON, Wayne P. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. **Systematic Biology**, v. 40, n. 3, p. 304-314, 1991.

MAESTRI, Renan; FORNEL, Rodrigo; REPPOLD MARINHO, Jorge; OCHOTORENA DE FREITAS, Thales Renato. Variação morfológica na forma e tamanho do crânio em três espécies parcialmente simpátricas do gênero *Akodon* (Rodentia, Sigmodontinae). **Anais do VII Simpósio Sul de Gestão e Conservação Ambiental**, 2013.

MAYR, Ernst. O desenvolvimento do pensamento biológico: diversidade, evolução e herança. **Ed. UnB**, 1998.

MCKINNEY, Michael L. Heterochrony in evolution. In: **Heterochrony in Evolution**. Springer, Boston, MA, 1988. p. 327-340.

MORAES, DA de. A morfometria geométrica e a “Revolução na Morfometria” localizando e visualizando mudanças na forma dos organismos. **Bioletim–Rev. Divul. Cient. Estud. Biol**, v. 3, p. 1-5, 2003.

MOREIRA, Danielle de Oliveira; COUTINHO, Bruno Rocha; MENDES, Sérgio Lucena. O status do conhecimento sobre a fauna de mamíferos do Espírito Santo baseado em registros de museus e literatura científica. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 2, 2008.

MUKAKA, Mavuto M. A guide to appropriate use of correlation coefficient in medical research. **Malawi Medical Journal**, v. 24, n. 3, p. 69-71, 2012.

MULLIN, S. K.; PILLAY, N.; TAYLOR, P. J. Cranial variation and geographic patterns within the *Dasymys rufulus* complex (Rodentia: Muridae). **Journal of Mammalogy**, v. 85, n. 5, p. 911-923, 2004.

PAGLIA, Adriano P. et al. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals. **Occasional papers in conservation biology**, v. 6, p. 1-82, 2012.

PORTO, Arthur et al. Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. **Evolution**, v. 67, n. 11, p. 3305-3322, 2013.

PORTO, Arthur et al. The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. **Evolutionary Biology**, v. 36, n. 1, p. 118-135, 2009.

ROHLF, F. James; MARCUS, Leslie F. A revolution morphometrics. **Trends in ecology & evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.

SAMUELS, Joshua X. Cranial morphology and dietary habits of rodents. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 156, n. 4, p. 864-888, 2009.

SCHNEIDER, Caroline A.; RASBAND, Wayne S.; ELICEIRI, Kevin W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 671, 2012.

SHIRAI, Leila T.; MARROIG, Gabriel. Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: size variation and evolutionary constraint and flexibility. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 314, n. 8, p. 663-683, 2010.

TSENG, Z. Jack; FLYNN, John J. Structure-function covariation with nonfeeding ecological variables influences evolution of feeding specialization in Carnivora. **Science advances**, v. 4, n. 2, p. eaao5441, 2018.

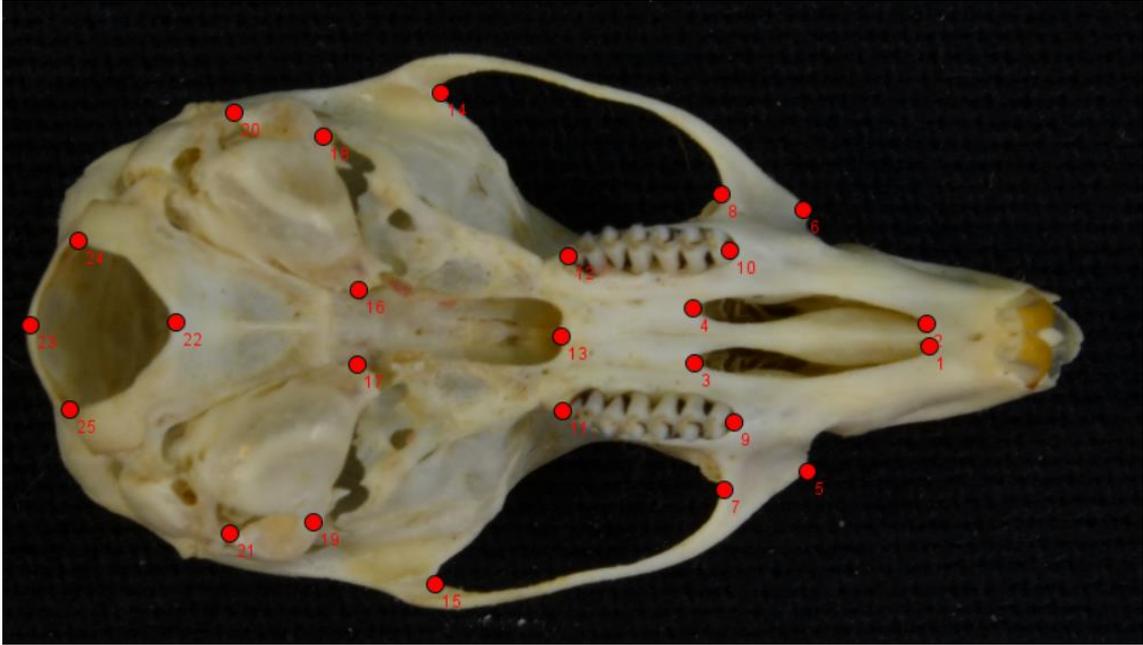
TSENG, Zhijie Jack; FLYNN, John J. Are cranial biomechanical simulation data linked to known diets in extant taxa? A method for applying diet-biomechanics linkage models to infer feeding capability of extinct species. **PLoS One**, v. 10, n. 4, p. e0124020, 2015.

VOSS, R. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History (USA)**, 1991.

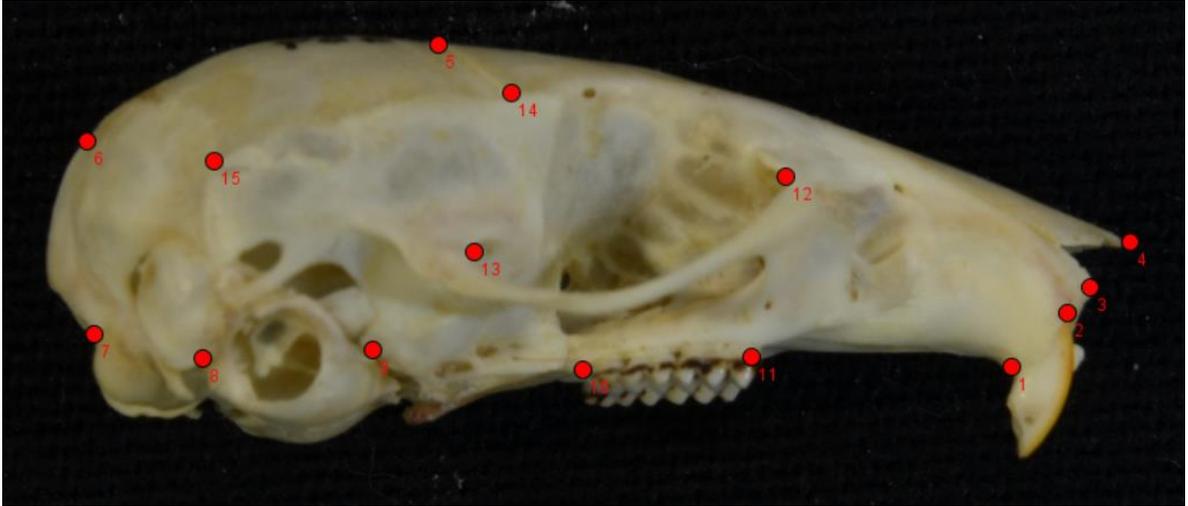
Apêndice A – Localização dos marcos anatômicos (adaptado de Maestri et al. 2016)



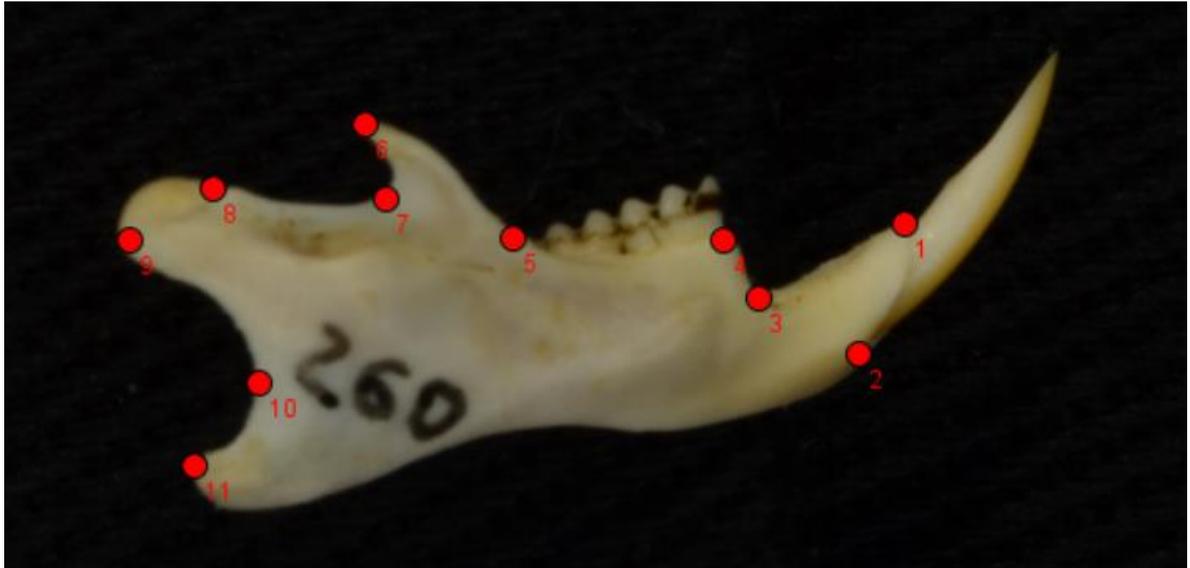
Dorsal: 1. Ponto mais anterior da sutura entre os nasais. 2. Sutura entre os frontais e os nasais. 3. Sutura entre os frontais e os parietais. 4. Sutura entre os parietais e o interparietal. 5. Ponto mais posterior do osso occipital. 6,7. Intercessão rostral entre os nasais e os premaxilares em uma projeção dorsal. 8,9. Extremidade rostral da placa zigomática. 10,11. Ponto mais anterior da órbita. 12,13. Ponto mais estreito da região interorbital. 14,15. Ponto mais rostral da sutura entre o parietal e o frontal. 16,17. Ponto mais posterior da orbita. 18,19. Ponto mais lateral do osso occipital.



Ventral: 1,2. Ponto mais anterior do forame incisivo. 3,4. Ponto mais posterior do forame incisivo. 5,6. Extremidade rostral da placa zigomática. 7,8. Ponto mais anterior da órbita. 9,10. Ponto mais anterior da linha dos molares. 11,12. Ponto mais posterior da linha dos molares. 13. Ponto mais posterior da sutura entre os palatinos e a borda anterior da fossa mesopterygoid. 14,15. Ponto mais posterior da órbita. 16,17. Ponto mais anterior do tubo de eustachian. 18,19. Extremidade rostral do conduto auditivo. 20,21. Extremidade caudal do conduto auditivo. 22. Ponto mais anterior do forame magno. 23. Ponto mais posterior do forame magno. 24,25. Ponto mais lateral da abertura do forame magno (na parte mais anterior do) no côneo occipital.



Lateral: 1. Ponto mais posterior do alvéolo incisivo. 2. Ponto mais inferior do alvéolo incisivo. 3. Ponto mais anterior da sutura entre o nasal e a premaxila. 4. Ponta anterior do nasal. 5. Ponto mais superior da sutura entre o frontal e o parietal. 6. Ponto mais superior da sutura entre o parietal e o interparietal. 7. Curvatura no limite entre o côndilo occipital e o osso occipital. 8. Limite inferior da divisa entre o côndilo occipital e a bula timpânica. 9. Extremidade anterior e inferior da bula timpânica. 10. Ponto mais posterior da linha dos molares. 11. Ponto mais anterior da linha dos molares. 12. Ponto mais anterior da órbita. 13. Ponto mais posterior da órbita. 14. Sutura entre o frontal, o parietal e o squamosal(temporal). 15. Sutura entre o parietal, o interparietal e o squamosal.



Mandíbula: 1. Borda anterior superior do alvéolo incisivo. 2. Borda da extremidade posterior do alvéolo incisivo. 3. Máxima curvatura entre o alvéolo incisivo e alvéolo molar. 4. Borda anterior do alvéolo do pré-molar. 5. Intercessão entre o alvéolo molar e o processo coronóide. 6. Extremidade superior do processo coronóide. 7. Ponto de máxima curvatura entre os processos coronóide e condilar. 8. Extremidade superior do processo condilar. 9. Extremidade inferior do processo condilar. 10. Ponto de máxima curvatura entre os processos condilar e angular. 11. Ponta do processo angular.

Apêndice B – Filogenia das espécies utilizadas no estudo.

Fonte: adaptado de Small_phylogeny, da base de dados PHYLACINE 1.2 (Faubry et al. 2018), disponível em Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.bp26v20>

