Bárbara Maria Andrade Costa

**Evolução e integração morfológica do crânio
dos roedores da subfamília Sigmodontinae
Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae)**

*Morphological integration and evolution on
Sigmodontinae rodent skulls Wagner, 1843 (Rodentia,
Cricetidae)*

Orientador: Prof. Dr. Gabriel Marroig

São Paulo
2013

Bárbara Maria de Andrade Costa

**Evolução e integração morfológica do crânio
dos roedores da subfamília Sigmodontinae
Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae)**

*Morphological integration and evolution on
Sigmodontinae rodent skulls Wagner, 1843 (Rodentia,
Cricetidae)*

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de
São Paulo, para obtenção de título
de Doutora em Genética e
Evolução, na área de
Biologia/Genética.

Orientador: Prof. Dr. Gabriel Marroig

São Paulo
2013

Ficha Catalográfica

Costa, Bárbara Maria de Andrade

Evolução e integração morfológica
do crânio dos roedores da subfamília
Sigmodontinae Wagner, 1843 (Cricetidae,
Rodentia)

195 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Genética e Biologia
Evolutiva.

1. Integração morfológica 2.
Modularidade 3. Sigmodontinae I.
Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Genética e
Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr(a)

Prof. Dr(a)

Prof. Dr.(a)

Prof. Dr.(a)

Orientador

*Para meus pais, Pedro e Isaura,
e irmãs*

Com carinho

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer ao meu orientador, Dr. Gabriel Marroig, por ser uma pessoa maravilhosamente dedicada e que acredita em nosso potencial como ninguém. A sua disposição em ensinar ciência, com ética, e de dividir todo o seu conhecimento é motivante. Faltam palavras para agradecer toda sua disposição, sua orientação (que não poderia ser melhor) e por ser este modelo de cientista a ser seguido. Mais ainda, posso dizer que além de um orientador, tenho um grande amigo! obrigada!

À Capes e FAPESP pelas bolsas concedidas no Brasil e para o exterior;

Um dos presentes que recebi do Gabriel foi a oportunidade de trabalhar com essas pessoas maravilhosas que formam a equipe do Laboratório de Evolução de Mamíferos (LEM): Ana Paula Assis (Paulinha), Alex Hubbe, Ana Carolina Pavan (Aninha), Anna Pena (Papete), Daniela Rossoni (Dani), Diogo Melo (Ogro), Edgar Zanella, Fábio Machado (Lugar), Guilherme Garcia (Pato), Monique Simon, Thiago Macek (Wally) e Janaína Serrano. Obrigada a todos vocês! Agradeço também aos ex integrantes que sempre apoiaram este laboratório e que deixaram muitos aprendizados para nós: Harley Silva, Roberta Paresque, Felipe Oliveira, Arthur Porto e Leila Shirai. A experiência de vocês norteou muito o meu caminho.

Uma pessoa muito especial e querida desta lista, merece um agradecimento com muito carinho: Paulinha, que esteve muito presente em todo o decorrer da minha tese, no Brasil e em Berkeley, com sua contagiante alegria, amizade e competência. Obrigada pelo

seu apoio, e não somente nesta reta final, mas durante todo o tempo. Fico muito feliz de ter uma amiga como você.

Também gostaria de agradecer ao Ogro com muito carinho por todo o auxílio com a linguagem de programação e produção de scripts no R. Obrigada pela paciência em ensinar e estar sempre pronto a ajudar. Aprendi muito com você e com sua organização. Paulinha, Papete, Pato e Lugar também sempre estiveram dispostos a auxiliar as dúvidas com as análises e com a programação.

Agradeço ao Dr. Scott Steppan pelo apoio durante minha viagem aos Estados Unidos. Por aceitar ser meu co-orientador nesta viagem e por gentilmente ceder a árvore filogenética de Sigmodontinae. Obrigada pela parceria e por sugestões com o grupo.

Aos pesquisadores que me auxiliaram na identificação das espécies de Sigmodontinae: Alexandre Percequillo, Pamella Brennand, Joyce Prado, João Alves, Marcelo Weksler, Aldo Caccavo, Bruce Patterson, Michael Carleton e James Patton. Em especial ao Alexandre Percequillo que nos auxiliou na definição de novos pontos nos crânios.

Gostaria de agradecer também aos curadores e todos os responsáveis técnicos pelas coleções de mamíferos que visitei no Brasil e nos Estados Unidos: Mario de Vivo e Juliana Gualda (Museu de Zoologia de São Paulo), João Alves e Stella Franco (Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro), Bruce Patterson, Lawrence Heaney e William Stanley (Field Museum of Natural History, Chicago), Kristofer M. Helgen, Michael Carleton, Darrin Lunde e Suzanne C. Peurach (National Museum of Natural History, Washington D.C.), Robert Voss e Eileen Westwig (American Museum of Natural History, Nova Iorque), James Patton e Christopher Conroy (Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley). Obrigada

por proporcionarem o melhor ambiente de trabalho possível durante minha coleta de dados. O apoio logístico, e muitas vezes pessoal, foi muito importante para a melhor execução deste trabalho;

Aos amigos e pesquisadores que me acolheram e apoiaram durante os momentos de viagem: Ana Carolina Bechara (Carol) que me recebeu pacientemente durante meses no Rio de Janeiro. Paul Velazco e Kerry Kline em sua casa em Nova Iorque, além de todo o apoio dado pelo Paul para as minhas atividades de coleta de dados no American Museum. Simone Loss, Paulo Chaves e Sílvia Pavan que foram muito dedicados em nos ajudar a encontrar um bom lar em Nova Iorque. Ao amigo ictiólogo Carlos David Santana que também nos auxiliou em encontrar um bom lar em Washington D.C., e nos recebeu em sua casa; obrigada pela amizade e pelos apoios no Smithsonian. Scott Steppan e sua esposa Ann Kawamoto que me acolheram tão bem em minha passagem por Tallahassee (Flórida) com ótimos jantares e conversas. Thiago André foi essencial ao me receber em sua casa em minha chegada em Berkeley;

Durante minha coleta de dados conheci e encontrei muitos pesquisadores que de uma forma ou outra, fizeram parte deste trabalho e do meu amadurecimento como pesquisadora. Além disso, os convites de lazer que recebi foram essenciais durante as longas viagens de coleta. No exterior, agradeço aos amigos David Flores e Valentina Segura e María Encarnación Perez (Pati) pelos ótimos momentos vividos em Chicago. Ainda em Chicago, não posso deixar de agradecer ao grande apoio profissional e pessoal dado por Bruce Patterson, um curador que tem prazer de receber visitantes e dividir com eles toda a sua experiência; obrigada pelo auxílio na compreensão de muitas espécies e pelos jantares

e passeios. Bill Stanley e Marry Anne (Chicago) foram muito generosos durante minha estadia e no nosso encontros nas montanhas da Virginia. Kris e Lauren Helgen, Jim e Carol Patton pelas conversa, jantares e sempre dispostos a ajudar. Eliécer Gutiérrez, Kate McGrath, Elizabeth Grace, Fernando Jerep, Fernando Perini, Thiago André, Simone Lóss e Paulo Chaves, Pedro Peloso, Silvia Pavan, Sandra Schachat, Luisa Matos, Cristiano Moreira, Hanneke Meijer, Miriam Tsuchiya e Ricardo Moratelli estiveram presentes nessas viagens como amigos e pesquisadores; excelentes conversas entre cafezinhos e *happy-hours* foram produzidas. No Brasil, não posso deixar de agradecer aos amigos da equipe de mastozoólogos do MZUSP (Fábio Nascimento, Marcos Brandão, Carla) e especialmente Juliana Gualda e Caroline Aires sempre dispostas a ajudar e fazer o ambiente o melhor para todos, além de toda a amizade proporcionada. No Rio de Janeiro, devo outro especial agradecimento à Stella Franco pelos momentos de apoio logístico na maravilhosa e imensa coleção de mamíferos organizada principalmente por ela e pelo curador João Alves; esse último uma pessoa que sempre me ensina algo em todas as minhas passagens pelo Museu Nacional. Obrigada a todos por dividirem o tempo de vocês comigo.

Agradeço também à coordenação da pós graduação, Dra. Regina Mingroni Netto (coordenadora) sempre disposta a esclarecer nossas dúvidas e pelo apoio, junto à pró-reitoria de pós graduação para obter a bolsa sanduíche para o desenvolvimento do estágio no exterior.

Agradeço também aos excelentes e competentes funcionários da secretaria da coordenação e também da pós-graduação, em especial: Deisy do Santos, Shirlene

Fernandes, Érika, Helder e Vera; sempre dispostos a atender os alunos e orientá-los, seja qual for a dúvida.

Aos amigos de sempre e aos queridos amigos conquistados depois da minha mudança para São Paulo (que já estão no coração como amigos de sempre): Gabi e André, Marcelinha, Germano (*in memoriam*), Ju e Ricardo, Carol, Neto, Bê, Dani Amarelo e Juzinha, Dani Prioli, Paulinha e Gui (e Tula), Harley Sebastião, Larissa, e Fernando Jerep, Carlos David Santana.

Aos meus pais, Pedro e Isaura, duas pessoas maravilhosas que sempre se esforçaram para dar a melhor educação e formação pessoal para mim e para minhas irmãs. Obrigada pelo amor e por abrirem as portas para explorar esse mundo. Fico muito feliz por todo o apoio que recebo de vocês em todos os momentos da minha vida. Às minhas irmãs, Ana Luísa e Clara, que com muito carinho participaram dos momentos fáceis e difíceis dessa tese, junto com meu cunhado Marcelo Coelho e sobrinha Rafaela (que espero que compreenda todos os aniversários que perdi);

À Dani Rossoni, meu amor, por todo o seu carinho e apoio desde sempre, com uma sensatez infinita que sempre me surpreende, cada dia mais; e por estar sempre ao meu lado neste doutorado; e em todos os momentos - do mais simples aos mais importantes. Também não posso deixar de estender esse agradecimento a toda sua família que está sempre ao nosso lado e apoiando esta tese.

ÍNDICE

RESUMO	24
ABSTRACT	26
1. INTRODUÇÃO	28
Grupo de estudo: os roedores da subfamília Sigmodontinae (Myomorpha: Cricetidae)	43
2. OBJETIVOS E HIPÓTESES	48
3. MATERIAL E MÉTODOS	51
3.1 Amostra	51
3. 2 Taxonomia	54
3.3 Marcadores, medidas e repetibilidade	56
3.4 Preparação dos dados: normalidade e repetibilidade das medidas	62
3. 5 Estimativa de matrizes de correlação e de variância/covariância	63
3.5.1 Controle para variação ontogenética, geográfica e dimorfismo sexual	63
3.6 Comparação de padrões de correlação e covariância entre as matrizes	65
3.7 Detectando caracteres dissimilares e similares entre os padrões das matrizes de covariância...	69
3. 8 Repetibilidade das matrizes e ajuste das comparações	70
3. 9 Magnitude geral das correlações entre caracteres	71
3. 10 Distancias filogenéticas e morfológicas.....	73
3.11 Padrões de modularidade	75
3. 12 Influência do tamanho nos padrões de modularidade.....	77

3.13 Consequências evolutivas: flexibilidade e restrição.....	78
3. 14 Roedores sigmodontíneos no contexto dos demais mamíferos	80
4. RESULTADOS	81
4.1 Normalidade e repetibilidade dos caracteres	81
4. 2 Similaridade entre as matrizes de covariância e correlação	83
4. 3 Caracteres dissimilares e similares entre os padrões das matrizes de covariância	93
4.4 Magnitude geral da Integração	94
4. 5 Padrões de similaridade, distâncias morfológicas e filogenéticas	97
4. 6 Padrões de integração e modularidade	98
4. 7 Modularidade sem a variação relacionada ao tamanho	103
4. 8 Flexibilidade, restrição evolutivas e Integração morfológica (r^2)	107
4. 9 Roedores sigmodontíneos no contexto de outros mamíferos.....	111
5. DISCUSSÃO	119
5.1 Similaridade das matrizes de correlação e covariância.....	119
5.2 Caracteres similares e dissimilares entre as matrizes de covariância	129
5.3 Magnitude geral das correlações entre os caracteres.....	135
5.4 Padrões de similaridade, distâncias morfológicas e filogenéticas	139
5.5 Modularidade no crânio de roedores sigmodontíneos – matrizes originais.....	142
5.6 Modularidade no crânio de roedores sigmodontíneos – matrizes residuais	150
5.7 Consequências evolutivas: flexibilidade e restrição.....	155
6. CONCLUSÕES	158
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	161
8. ANEXOS.....	174

8.1 Anexo -	174
8.2 Anexo	183
8.3 Anexo	184
8.4 Anexo	185
8.5 Anexo	188
8.6 Anexo	189
8.7 Anexo	190
8.8 Anexo -	191
8.9 Anexo	193
8.10 Anexo	194

LISTA DE TABELAS

TABELA 3.1 REPRESENTANTES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE ANALISADOS NESTE ESTUDO. AS ESPÉCIES ESTÃO APRESENTADAS DE ACORDO COM AS RESPECTIVAS TRIBOS E ENTRE PARÊNTESES ESTÃO OS NÚMEROS DE INDIVÍDUOS AMOSTRADOS.	53
TABELA 3.2 SIGLA E DESCRIÇÃO DOS PONTOS DE REFERÊNCIA UTILIZADOS PARA DIGITALIZAÇÃO DOS CRÂNIOS. A POSIÇÃO DE CADA MARCADOR ESTÁ LISTADA COMO S= SAGITAL E B= BILATERAL. SIGLAS COM * INDICAM MARCADORES NÃO UTILIZADOS NAS ANÁLISES.	59
TABELA 3.3- 35 DISTÂNCIAS EUCLIDIANAS (MEDIDAS LINEARES ENTRE OS MARCADORES) E CLASSIFICAÇÃO DOS CARACTERES NOS CINCO GRUPOS FUNCIONAIS E DE DESENVOLVIMENTO NAS DUAS GRANDES REGIÕES CRANIANAS.	61
TABELA 3.4 -FONTES DE VARIAÇÃO CONTROLADAS NOS MODELOS LINEARES DURANTE A ESTIMATIVA DAS MATRIZES DE CORRELAÇÃO E COVARIÂNCIA FENOTÍPICAS PARA CADA AS 39 ESPÉCIES DE ROEDORES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE CONTEMPLADAS NESTE ESTUDO. SÍMBOLO DE ADIÇÃO INDICA QUE FOI UTILIZADO UM MODELO ADITIVO.	65
TABELA 4.1- VALORES DE REPETIBILIDADE DAS DISTÂNCIAS CRANIANAS PARA CADA ESPÉCIE, LISTADAS EM ORDEM ALFABÉTICA. AS MÉDIAS, DESVIOS PADRÕES E O NÚMERO DE INDIVÍDUOS MEDIDOS TAMBÉM ESTÃO DISPONIBILIZADOS.	82
TABELA 4.2 -SIMILARIDADE MÉDIA OBTIDA A PARTIR DAS COMPARAÇÕES ENTRE AS MATRIZES DE COVARIÂNCIA PELO MÉTODO DAS ADAGAS CASUALIZADAS (RS). A DIAGONAL, EM NEGRITO, CONTÉM A REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. COMPARAÇÕES NÃO-CORRIGIDAS ESTÃO NA METADE SUPERIOR, E AS CORRIGIDAS, NA INFERIOR; TODAS ELAS SÃO SIGNIFICATIVAS CONSIDERANDO-SE $P < 0,001$. OS TÁXONS ESTÃO APRESENTADOS SEPARADOS POR TRIBOS, SENDO AB= ABROTRICHINI; AK= AKODONTINI; IC= ICHTHYOMYINI; OR= ORYZOMYINI; PH= PHYLLOTINI; SI= SIGMODONTINI; TH= THOMASOMYINI; W= WIEDOMYINI; IS= INCERTAE SEDIS.	86

TABELA 4.3 - SIMILARIDADE MÉDIA OBTIDA A PARTIR DAS COMPARAÇÕES ENTRE AS MATRIZES DE COVARIÂNCIA PELO MÉTODO DE PROJEÇÃO DE <i>KRZANOWSKI</i> (KRZ). A DIAGONAL, EM NEGRITO, CONTÉM A REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. COMPARAÇÕES NÃO-CORRIGIDAS ESTÃO NA METADE SUPERIOR, E AS CORRIGIDAS, NA SUPERIOR; TODAS ELAS SÃO SIGNIFICATIVAS ($P < 0,001$). OS TÁXONS ESTÃO APRESENTADOS SEPARADOS POR TRIBOS, SENDO AB= ABROTRICHINI; AK= AKODONTINI; IC= ICHTHYOMYINI; OR= ORYZOMYINI; PH= PHYLLOTINI; SI= SIGMODONTINI; TH= THOMASOMYINI; W= WIEDOMYINI; IS= INCERTAE SEDIS.....	87
TABELA 4.4- SIMILARIDADE MÉDIA OBTIDA A PARTIR DAS COMPARAÇÕES ENTRE AS MATRIZES DE CORRELAÇÃO PELO MÉTODO DE PROJEÇÃO DE <i>KRZANOWSKI</i> (KRZ). A DIAGONAL, EM NEGRITO, CONTÉM A REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. COMPARAÇÕES NÃO-CORRIGIDAS ESTÃO NA METADE SUPERIOR, E AS CORRIGIDAS, NA SUPERIOR; TODAS ELAS SÃO SIGNIFICATIVAS ($P < 0,001$). OS TÁXONS ESTÃO APRESENTADOS SEPARADOS POR TRIBOS, SENDO AB= ABROTRICHINI; AK= AKODONTINI; IC= ICHTHYOMYINI; OR= ORYZOMYINI; PH= PHYLLOTINI; SI= SIGMODONTINI; TH= THOMASOMYINI; W= WIEDOMYINI; IS= INCERTAE SEDIS.....	88
TABELA 4.5- ESTATÍSTICA DESCRITIVA BÁSICA DAS MATRIZES OBTIDAS POR CADA MÉTODO TANTO PARA AS MATRIZES OBSERVADAS QUANTO AJUSTADAS.	92
TABELA 4.6- ESTATÍSTICA DESCRITIVA BÁSICA PARA OS VALORES DAS REPETIBILIDADES DAS MATRIZES DE CORRELAÇÃO E COVARIÂNCIA.	92
TABELA 4.7– ÍNDICE DE DIFERENÇA NO SRD PARA CADA DISTÂNCIA, RESULTADO DA COMPARAÇÃO PAR A PAR PARA TODAS AS ESPÉCIES.	93
TABELA 4.8– CORRELAÇÕES PAR A PAR ENTRE AS SEGUINTE MATRIZES, CALCULADAS PARA AS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE: SIMILARIDADE NOS PADRÕES DE COVARIAÇÃO (RS E KRZ) E DE CORRELAÇÃO; DISTÂNCIAS MORFOLÓGICAS; DISTÂNCIAS FILOGENÉTICAS; E DIFERENÇAS PAR A PAR NO ÍNDICE DE MAGNITUDE GERAL DO CRÂNIO. ACIMA DA DIAGONAL ESTÃO AS CORRELAÇÕES ENTRE OS VALORES OBSERVADOS E ABAIXO PARA OS AJUSTADOS DAS MATRIZES DE SIMILARIDADE. NEGRITO INDICA $P < 0.05$	98

TABELA 4.9– ÍNDICE DE MODULARIDADE (RAZÃO ENTRE A MAGNITUDE DAS CORRELAÇÃO ENTRE CARACTERES INTEGRADOS, AVG+, E NÃO INTEGRADOS, AVG-) PARA CADA HIPÓTESE TEÓRICA DE INTEGRAÇÃO. VALORES EM NEGRITO E SUBLINHADOS INDICAM CORRELAÇÕES SIGNIFICATIVAS ($P < 0.05$) E EM NEGRITO INDICAM CORRELAÇÕES MARGINALMENTE SIGNIFICATIVAS ($0.05 < P > 0.1$) PARA OS TESTES DE MANTEL DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA.	100
TABELA 4.10– NÚMERO DE CORRELAÇÕES SIGNIFICATIVAS E MARGINALMENTE SIGNIFICATIVAS ENTRE AS MATRIZES TEÓRICAS E AS MATRIZES OBSERVADAS COM A VARIAÇÃO DE TAMANHO E SEM VARIAÇÃO DE TAMANHO.	102
TABELA 4.11– VALORES DA RELAÇÃO DO ÍNDICE DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA (R) COM OS ÍNDICES DE MODULARIDADE. AS PROBABILIDADES (P) PARA CADA RELAÇÃO TAMBÉM ESTÃO APRESENTADAS E MARCADAS EM NEGRITO QUANDO $P < 0.05$	102
TABELA 4.12– RAZÃO ENTRE A DIFERENÇA ABSOLUTA DE AVG+ E AVG- E O R^2 (ÍNDICE DE MAGNITUDE GERAL DO CRÂNIO) PARA CADA HIPÓTESE TEÓRICA DE INTEGRAÇÃO. OS RESULTADOS ESTÃO APRESENTADOS PARA AS CORRELAÇÕES COM AS MATRIZES TEÓRICAS COM E SEM A VARIAÇÃO DE TAMANHO. VALORES EM NEGRITO E SUBLINHADOS INDICAM CORRELAÇÕES SIGNIFICATIVAS ($P < 0.05$) E EM NEGRITO INDICAM CORRELAÇÕES MARGINALMENTE SIGNIFICATIVAS ($0.05 < P > 0.1$) PARA OS TESTES DE MANTEL DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA.	106
TABELA 4.13– PORCENTAGEM DE VARIAÇÃO EXPLICA PELO PRIMEIRO COMPONENTE PRINCIPAL (PC1 - TAMANHO), VALORES DE FLEXIBILIDADE, ÍNDICE DE RESTRIÇÃO E MAGNITUDE GERAL DA INTEGRAÇÃO DOS SIGMODONTÍNEOS.	110
TABELA 4.14 ESTATÍSTICA DESCRITIVA BÁSICA PARA OS VALORES O ÍNDICE DE INTEGRAÇÃO GERAL (R^2) PARA OS ROEDORES SIGMODONTÍNEOS AVALIADOS NESTE ESTUDO E PARA OS DEMAIS MAMÍFEROS DE MARROIG ET AL (2009).	112
TABELA 4.15– ESTATÍSTICA DESCRITIVA BÁSICA PARA OS VALORES DE FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA (A), O ÍNDICE DE RESTRIÇÕES (B) E PARA A PORCENTAGEM DE VARIAÇÃO DO CP1 (C) PARA OS ROEDORES SIGMODONTÍNEOS AVALIADOS NESTE ESTUDO E PARA OS DEMAIS MAMÍFEROS DE MARROIG ET AL (2009).	113

TABELA 4.16 – VALORES DE CORRELAÇÃO POSITIVA OU NEGATIVA ENTRE A FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA, O ÍNDICE DE R^2 , O ÍNDICE DE RESTRIÇÃO E A VARIAÇÃO EXPLICADA PELO PRIMEIRO COMPONENTE PRINCIPAL (CP1).	
TODOS OS RESULTADOS SÃO SIGNIFICATIVOS ($P < 0.05$)	117

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1.1** REPRESENTAÇÃO DA AÇÃO DE SELEÇÃO NATURAL (B) SOBRE DOIS CARACTERES X E Y. AS ELIPSES REPRESENTAM AS MATRIZES G DE DUAS POPULAÇÕES A E B. NA POPULAÇÃO A, OS DOIS CARACTERES ESTÃO CORRELACIONADOS POSITIVAMENTE, ENQUANTO NA POPULAÇÃO B ESTÃO CORRELACIONADOS NEGATIVAMENTE. A SETA ENTRE AS ELIPSES DE CADA POPULAÇÃO INDICAM A REPOSTA EVOLUTIVA DA MATRIZ G DEPOIS DA PRESSÃO DA SELEÇÃO NATURAL EM DIREÇÃO AO PICO ADAPTATIVO (+). NOTE QUE CADA POPULAÇÃO RESPONDE DE ACORDO COM A COVARIÂNCIA DE G E DO SEU EIXO DE MAIOR VARIAÇÃO.33
- FIGURA 1.2** LINHAS DE MENOR RESISTÊNCIA EVOLUTIVA (LLER), SCHUTLER (1996). DETALHES DA FIGURA EXPLICADAS NO TEXTO.36
- FIGURA 1.3** TABELA DE CORRELAÇÕES ENTRE TRÊS MEDIDAS CRANIANAS DE DUAS ESPÉCIES HIPOTÉTICAS, A E B, E SUAS RESPECTIVAS REPRESENTAÇÕES GRÁFICAS. NESTE CASO, AS ESPÉCIES TÊM EXATAMENTE O MESMO PADRÃO DE RELAÇÃO ENTRE OS CARACTERES, PORÉM DIFEREM NA MAGNITUDE DE SUAS CORRELAÇÕES. A ESPÉCIE A APRESENTA MAGNITUDE DE INTEGRAÇÃO MAIOR DO QUE A ESPÉCIE B. NOTE QUE OS CARACTERES ESTÃO MAIS FORTEMENTE ASSOCIADOS EM A DO QUE EM B. *RETIRADO DE PORTO ET AL. (2009)*.37
- FIGURA 1.4** FILOGENIA DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE CONFORME PROPOSTA POR SCHENK *ET AL.*, (*IN PRESS*). AS BARRAS À DIREITA DA FILOGENIA MOSTRAM A SUBDIVISÃO NAS DIFERENTES TRIBOS. ESPÉCIES NÃO ALOCADAS EM NENHUMA DAS TRIBOS ATUAIS (SIGMODONTINAE *INCERTAE SEDIS*) ESTÃO SINALIZADAS COM BARRAS CINZAS. A SETA NA COR PRETA INDICA O NÓ ANCESTRAL DO GRUPO ORYZOMYALIA.47
- FIGURA 3.1** - EXEMPLOS DE INDIVÍDUOS DAS DIFERENTES CLASSES ETÁRIAS USADAS PARA A CLASSIFICAÇÃO DOS ESPÉCIMES. A CLASSIFICAÇÃO VARIA DESDE A ERUPÇÃO INCOMPLETA DO TERCEIRO MOLAR M3 (IDADE 0) ATÉ A PERDA DAS CÚPIDES DOS MOLARES (IDADE 5), PASSANDO POR PROGRESSIVO DESGASTE NOS

MOLARES E DIMINUIÇÃO DAS CÚSPIDES. AS FOSSETAS MEDIAL (MF) E LABIAL (ML) ESTÃO MARCADAS NA IDADE 2.	56
FIGURA 3.2- MARCADORES TOMADOS NOS CRÂNIOS UTILIZADOS NESTE ESTUDO. OS NÚMEROS CORRESPONDEM AOS MARCADORES DESCRITOS NA TABELA 3.2. PONTOS MARCADOS EM VERMELHOS INDICAM OS MARCADORES NÃO INCLUÍDOS NO ESTUDO.....	58
FIGURA 4.1 - SIMILARIDADE MEDIA ENTRE AS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE, BASEADAS NAS COMPARAÇÕES DE MATRIZES DE COVARIÂNCIA PELO MÉTODOS DE KRZ. GRÁFICO A DIREITA REPRESENTA OS VALORES OBSERVADOS E À DIREITA OS VALORES AJUSTADOS PARA AS REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. VALORES ENTRE PARÊNTESSES CORRESPONDEM AO NÚMERO DE ESPÉCIMES QUE FORAM UTILIZADOS PARA AS ESTIMATIVAS.....	89
FIGURA 4.2- SIMILARIDADE MÉDIA ENTRE AS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE, BASEADAS EM COMPARAÇÕES DAS MATRIZES DE COVARIÂNCIA PELO MÉTODO RS. GRÁFICO A DIREITA REPRESENTA OS VALORES OBSERVADOS E À DIREITA OS VALORES AJUSTADOS PARA AS REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. VALORES ENTRE PARÊNTESSES CORRESPONDEM AO NÚMERO DE ESPÉCIMES QUE FORAM UTILIZADOS PARA AS ESTIMATIVAS.....	90
FIGURA 4.3- SIMILARIDADE MEDIA ENTRE AS ESPÉCIES DA SUBFAMÍLIA SIGMODONTINAE, BASEADAS NAS COMPARAÇÕES DE MATRIZES DE CORRELAÇÃO PELO MÉTODOS DE KRZ. GRÁFICO A DIREITA REPRESENTA OS VALORES OBSERVADOS E À DIREITA OS VALORES AJUSTADOS PARA AS REPETIBILIDADES DAS MATRIZES. VALORES ENTRE PARÊNTESSES CORRESPONDEM AO NÚMERO DE ESPÉCIMES QUE FORAM UTILIZADOS PARA AS ESTIMATIVAS.....	91
FIGURA 4.4 - REGRESSÃO LINEAR ENTRE O TAMANHO DA AMOSTRA (LOGARÍTIMO DE N) E OS VALORES DE SIMILARIDADE MÉDIA DAS MATRIZES DE CORRELAÇÃO E COVARIÂNCIA. PARA A MATRIZ DE CORRELAÇÃO $R^2 = 0.52$, PARA AS MATRIZES DE COVARIÂNCIA $R^2 = 0.62$ (KRZ) E $R^2 = 0.33$ (RS). TODAS ELAS SÃO SIGNIFICATIVAS CONSIDERANDO-SE $P < 0,001$	92
FIGURA 4.5- PLOT ENTRE O ÍNDICE DE DIVERGÊNCIA E AS MEDIDAS CRANIANAS. NOTE O DESTAQUE PARA UM GRUPO DE SEIS CARACTERES QUE APRESENTARAM DIVERGÊNCIA EM QUASE TODAS AS COMPARAÇÕES A PAR A PAR.	94

FIGURA 4.6—ÍNDICE DE MAGNITUDE GERAL DAS CORRELAÇÕES ENTRE CARACTERES (R^2) PARA CADA ESPÉCIE COM SEUS RESPECTIVOS INTERVALOS DE CONFIANÇA.96

FIGURA 4.7— RELAÇÃO DO ÍNDICE DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA R^2 (LOGARÍTMO) COM OS ÍNDICE DE MODULARIDADE (RAZÃO AVG+/AVG-) CORRESPONDENTES ÀS HIPÓTESES ORAL, NASAL E TOTAL. A.JELS = *ABROTHRIX JELSKII*; A.LONG = *ABROTHRIX LONGIPILIS*; C.MACR = *CHELEMYS MACRONYX*; G.VALD = *GEOXUS VALDIVIANUS*; A.CURS = *AKODON CURSOR*; O.ANGU = *OXYMYCTERUS ANGULARIS*; S.TUMI = *SCAPTEROMYS TUMIDUS*; T.NIGR = *THAPTOMYS NIGRITA*; N.MONT = *NEUSTICOMYS MONTICOLUS*; A.XANT = *AEGIALOMYS XANTHAEOLUS*; C.LANG = *CERRADOMYS LANGGUTHI*; H.ALFA = *HANDLEYOMYS ALFAROI*; H.BRAS = *HOLOCHILUS BRASILIENSIS*; M.IDON = *MELANOMYS IDONEUS*; M.MINU = *MICRORYZOMYS MINUTUS*; NEA.SP = *NEACOMYS SP.*; N.SQUA = *NECTOMYS SQUAMIPES*; N.DEVI = *NEPHELOMYS DEVIUS*; O.BICO = *OECOMYS BICOLOR*; O.ROBE = *OECOMYS ROBERTI*; O.COUE = *ORYZOMYS COUESI*; S.ALFA = *SIGMODONTOMYS ALFARI*; T.TALA = *TRANSANDINOMYS TALAMANCAE*; Z.BREV = *ZYGODONTOMYS BREVICAUDA*; A.PICT = *AULISCOMYS PICTUS*; C.EXPU = *CALOMYS EXPULSUS*; G.GRIS = *GRAOMYS GRISEOFLOVUS*; L.MICR = *LOXODONTOMYS MICROPS*; P.DARW = *PHYLLOTIS DARWINI*; S.HISP = *SIGMODON HISPIDUS*; A.LUGE = *AEPEOMYS LUGENS*; R.MACC = *RHIPIDOMYS MACCONNELLI*; R.MACR = *RHIPIDOMYS MACRURUS*; T.AURE = *THOMASOMYS AUREUS*; W.PYRR = *WIEDOMYS PYRRHORHINOS*; C.SAHA = *CHINCHILLULA SAHAMAE*; D.DORSA = *DELOMYS DORSALIS*; I.TARS = *IRENOMYS TARSALIS*; N.EBRI = *NEOTOMYS EBRIOSUS*. 101

FIGURA 4.8— RELAÇÃO DO ÍNDICE DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA R^2 (LOGARÍTMO) COM A FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA E O ÍNDICE DE RESTRIÇÕES. OS VALORES DA CORRELAÇÃO (R) E AS PROBABILIDADES (P) ESTÃO APRESENTADOS NA PARTE SUPERIOR DO GRÁFICO. ABREVIACÕES: IDEM FIGURA 3.6.....108

FIGURA 4.9— RELAÇÃO ENTRE A VARIAÇÃO EXPLICADA PELO PRIMEIRO COMPONENTE PRINCIPAL COM: O ÍNDICE DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA R^2 (LOGARÍTMO), A FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA E O ÍNDICE DE RESTRIÇÕES. OS VALORES DA CORRELAÇÃO (R) E AS PROBABILIDADES (P) ESTÃO APRESENTADOS NA PARTE SUPERIOR DO GRÁFICO. ABREVIACÕES: IDEM FIGURA 3.6.....109

FIGURA 4.10— RELAÇÃO ENTRE O ÍNDICE INTEGRAÇÃO GERAL DO CRÂNIO ENTRE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS E OS DEMAIS MAMÍFEROS, PRODUZIDOS A PARTIR DAS MATRIZ DE CORRELAÇÃO (R^2 , EM LOGARÍTMO) E

PELAS MATRIZES DE COVARIÂNCIA (ICV). LEGENDA: SIGMO. = SIGMODONTINAE; OUTROS (MAMÍFEROS MARROIG ET AL 2009).....	114
FIGURA 4.11 – RELAÇÃO ENTRE A FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA E O ÍNDICE DE RESTRIÇÃO ENTRE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS E OS DEMAIS MAMÍFEROS. LEGENDA: SIGMO. = SIGMODONTINAE; OUTROS (MAMÍFEROS MARROIG ET AL 2009). ABREVIACÕES: IDEM FIGURA 3.6.....	115
FIGURA 4.12 – RELAÇÃO ENTRE A FLEXIBILIDADE EVOLUTIVA E O ÍNDICE INTEGRAÇÃO GERAL DO CRÂNIO (R^2 , EM LOGARÍTMO) ENTRE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS E OS DEMAIS MAMÍFEROS E PELAS MATRIZES DE COVARIÂNCIA (ICV). LEGENDA: SIGMO. = SIGMODONTINAE; OUTROS (MAMÍFEROS MARROIG ET AL 2009). ABREVIACÕES: IDEM FIGURA 3.6	116
FIGURA 4.13 - RELAÇÃO ENTRE O ÍNDICE DE RESTRIÇÃO E O INTEGRAÇÃO GERAL DO CRÂNIO (R^2) ENTRE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS E OS DEMAIS MAMÍFEROS. LEGENDA: SIGMO. = SIGMODONTINAE; OUTROS (MAMÍFEROS MARROIG ET AL 2009).	117
FIGURA 4.14 - RELAÇÃO ENTRE A VARIAÇÃO CONTIDA NO PRIMEIRO COMPONENTE PRINCIPAL E O ÍNDICE INTEGRAÇÃO GERAL DO CRÂNIO (R^2 , EM LOGARÍTMO) ENTRE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS E OS DEMAIS MAMÍFEROS. LEGENDA: SIGMO. = SIGMODONTINAE; OUTROS (MAMÍFEROS MARROIG ET AL 2009). ABREVIACÕES: IDEM FIGURA 3.6	118
FIGURA 5.1 EXEMPLO DA DISTRIBUIÇÃO DE AUTOVALORES E DA VARIÂNCIA NA SEGUNDA DERIVADA SEQUENCIAL MOSTRANDO QUE USUALEMENTE EM SIGMODONTÍNEOS CERCA DE 90% DA VARIAÇÃO É EXPLICADA PELOS PRIMEIROS 8-10 CPS E QUE APÓS O DÉCIMO CP USUALMENTE NÃO EXISTE MAIS INFORMAÇÃO CONFIÁVEL NOS AUTOVETORES SUBSEQUENTES, INDICADO QUE O TETO DO RUÍDO (“NOISE FLOOR”) FOI ATINGIDO....	126
FIGURA 5.2 TABELA DE CORRELAÇÕES ENTRE QUATRO MEDIDAS CRANIANAS DE DUAS ESPÉCIES HIPOTÉTICAS, A E B, E SUAS RESPECTIVAS REPRESENTAÇÕES GRÁFICAS. TAMBÉM SÃO APRESENTADOS OS QUATRO PRIMEIROS COMPONENTES PRINCIPAIS E OS AUTOVALORES PARA CADA ESPÉCIE, BEM COMO O ÍNDICE (TAXA) DE MODULARIDADE QUE MEDE O GRAU DE DISTINÇÃO DOS MÓDULOS. ESTE ÍNDICE EXAMINA SE A MÉDIA DAS CORRELAÇÕES ENTRE OS CARACTERES INTEGRADOS (AVG+), É MAIOR QUE A MÉDIA DOS CARACTERES NÃO INTEGRADOS (AVG-). NESTE CASO, AS ESPÉCIES TÊM EXATAMENTE O MESMO PADRÃO DE RELAÇÃO ENTRE OS CARACTERES, PORÉM DIFEREM NA MAGNITUDE DE SUAS CORRELAÇÕES. A ESPÉCIE A APRESENTA	

MAGNITUDE DE INTEGRAÇÃO MAIOR DO QUE A ESPÉCIE B. NOTE QUE OS CARACTERES ESTÃO MAIS FORTEMENTE ASSOCIADOS EM A DO QUE EM B.....	148
---	-----

RESUMO

A subfamília de roedores Sigmodontinae representa o clado com a maior diversidade e distribuição de mamíferos na região neotropical, sendo que a maior parte das espécies são endêmicas da América do Sul. Com inúmeras diferenças ecomorfológicas, o padrão de diversificação desses roedores, por um ponto de vista biogeográfico e filogenético, tem sido bastante debatido. Nesta tese, busco compreender a evolução dos caracteres cranianos dos sigmodontíneos, a partir do arcabouço teórico da genética quantitativa e integração morfológica. Dessa forma, tive como objetivo geral avaliar os padrões e as magnitudes de integração morfológica para compreender a associação dos caracteres e explorar suas potenciais consequências evolutivas no crânio dos Sigmodontinae. A partir de um banco de dados contendo 2897 indivíduos de 39 espécies da subfamília, testei a similaridade estrutural das matrizes de correlação e covariância ao compará-las entre todos os táxons medidos (representados por 35 medidas cranianas). Avaliei também se a história evolutiva do grupo teve influência sobre os padrões da estrutura de covariância fenotípica. Além disso, testei a presença de módulos no crânio desses roedores, a partir das hipóteses de desenvolvimento e função comum nos crânios dos mamíferos. Por fim, simulei seleção natural nesses crânios a fim de investigar as possibilidades evolutivas na associação dos caracteres cranianos nos diferentes táxons da subfamília. De uma maneira geral, os sigmodontíneos apresentaram um padrão das relações dos caracteres muito semelhante, enquanto a magnitude em que esses caracteres estão integrados variou bastante entre as espécies sendo que a amplitude dessa variação

foi próxima a que já foi detectada entre outras ordens de mamíferos eutérios. Além disso, tanto os padrões quanto as magnitudes obtidas não estiveram, até um certo ponto, associadas a história evolutiva (filogenia) desses roedores. Dessa forma, observa-se que após um período de diversificação de aproximadamente 12 milhões de anos, a plasticidade na magnitude de integração acoplada ao fato que esta magnitude nunca se aproxima de 1 (portanto com algum grau de flexibilidade) pode fornecer uma explicação sobre como a grande diversidade morfológica craniana surgiu neste grupo de mamíferos, mesmo com a grande conservação nos padrões de integração. Mais ainda, os sigmodontíneos compartilham um padrão de modularidade craniana comum entre a maioria das espécies, relacionada com as hipóteses funcionais e de desenvolvimento testadas. O padrão de modularidade mostrou-se influenciado pela variação de tamanho, associado ao primeiro componente principal (CP1) de todas as espécies, assim como a magnitude geral de integração do crânio. Quanto maior a variância alométrica no CP1 maior a magnitude de associação entre os caracteres do crânio e, dessa maneira, menos modular é o crânio. Essa relação é importante para compreender o potencial da resposta evolutiva, pois, independente da direção da pressão seletiva, espécies com maior magnitude geral de integração dos caracteres são mais restritas evolutivamente, ou seja, tendem a responder à seleção na direção do eixo de maior variação (tamanho). Em contrapartida, espécies com menores magnitudes entre os caracteres cranianos são mais flexíveis a responder na direção em que seleção está atuando. Interessantemente, os sigmodontíneos apresentaram potenciais evolutivos tanto próximo dos mamíferos mais flexíveis (primatas e morcegos) quanto daqueles que possuem os maiores índices de restrição (marsupiais).

ABSTRACT

The Sigmodontinae subfamily of rodents represents the clade with the greatest diversity and distribution among mammals in the Neotropical region, with most of the species endemic to South America. With numerous ecomorphological differences, the diversification pattern of these rodents, from a phylogenetic and biogeographic point of view, has been intensely debated. In this thesis, I seek to understand the evolution of the cranial traits of the sigmodontine, using the theoretical framework of quantitative genetics and morphological integration. Thus, I aimed at evaluating the patterns and magnitudes of morphological integration, to understand the association of traits and to explore the potential evolutionary consequences of these associations for the Sigmodontinae skull. Using a collected database containing 2897 individuals of 39 species of the subfamily, I tested the structural similarity of covariance and correlation matrices by comparing them between all measured taxons (represented by 35 cranial measurements). I also evaluated if the evolutionary history of the group had an influence on the patterns of phenotypic covariance structure. Furthermore, I tested the presence of modules in these rodents skulls, employing shared developmental and functional hypothesis proposed for mammalian skulls. Finally, I simulated natural selection in these skulls in order to investigate the evolutionary possibilities in the association of cranial traits in different taxa of the subfamily. In general, the sigmodontine had very similar patterns of traits relationship, while the magnitude of trait association varied greatly among species, and the amplitude of this variation was close to what has already been detected within other

Eutheria mammalian orders. In addition, both the patterns as well as the magnitudes obtained were not, to a large extent, associated with the evolutionary history (phylogeny) of these rodents. Thus, I observed that after a period of diversification of approximately 12 million years, this magnitude of integration plasticity coupled with the fact that the magnitude of association is never 1 (granting some degree of flexibility), may provide an explanation for how the wide diversity in cranial morphology appeared in this mammalian group, even with the wide conservation in the integration patterns. Moreover, the sigmodontine share a common pattern of cranial modularity among most species, which are related to the tested functional and developmental hypotheses. The modularity pattern appears to be influenced by variation in size, associated with the first principal component (PC1) of all species, as well as the overall magnitude of skull integration. The greater the variance in the allometric PC1, the greater the association between the skull traits and, thus, the skull is less modular. This relationship is important to understand the potential of the evolutionary response, seeing that, independent of the direction of selective pressure, species with higher general integration magnitude are more evolutionarily constrained, i.e., tend to respond to selection in the direction of the axis with the greatest variation (size). In contrast, species with smaller magnitudes between cranial characters are more flexible to respond in the direction in which selection is acting. Interestingly, the sigmodontine exhibited a potential to evolutionary responses that range from much flexible, both close to mammals (primates and bats), as well as with those who have the highest levels of restriction (marsupials).

1. INTRODUÇÃO

Os organismos consistem em partes ou conjuntos de caracteres que atuam de forma coerente de acordo com suas origens de desenvolvimento, estrutura e função. O fato de que essas partes são facilmente identificáveis como entidades separadas reflete a individualidade e o grau de independência de cada uma. Contudo, esta independência está longe de ser completa, pois as partes de um organismo estão coordenadas entre si e, em última análise, estão integradas ao longo de todo o organismo (Berg, 1960; Cheverud, 1982; Klingenberg, 2008; Olson & Miller, 1958).

A noção de que as partes de um organismo interagem entre si e não são independentes apareceu em tempos que remontam a origem da biologia como ciência (Mayr, 1982). Mesmo antes da teoria moderna da evolução e da genética, o naturalista George Cuvier já discutia como as partes dos organismos interagem e funcionam conjuntamente quando desenvolveu o “Princípio de Correlação das Partes”, idéia essa que também foi central para a anatomia comparada e paleontologia. Além disso, fatores influenciados pela integração foram focos de longo interesse, como por exemplo a alometria (e.g. Huxley, 1932). Por sua vez, a palavra “integração”, como aspectos complexos do fenótipo de um organismo utilizada na biologia evolutiva e ecologia, foi conceituada e testada a partir da década de 50. Olson & Miller (1958) desenvolveram o conceito de integração morfológica destacando que a associação entre os caracteres é o resultado direto do compartilhamento funcional e de desenvolvimento, e essa associação pode ser medida

empiricamente pela correlação manifesta entre aqueles caracteres. Outro destaque para o desenvolvimento do conceito de integração morfológica baseado em origem comum, deve ser atribuído à botânica Raissa Berg (1960) que também esteve entre os primeiros pesquisadores a propor hipóteses sobre em quais circunstâncias ecológicas níveis de integração diferentes entre um conjunto de caracteres específicos seriam favorecidos. Berg (1960) fazia uso do termo “plêiades de correlação”, para se referir à presença de correlação entre caracteres mais correlacionados entre si do que a outros caracteres, atualmente conceituado de módulos (Wagner *et al.*, 2007).

A integração pode ser designada pela coesão entre caracteres que resultaram de interações dos processos biológicos que produziram as estruturas sob estudo. Modularidade se refere ao grau de conectividade desses sistemas - um módulo é uma unidade que está fortemente integrada internamente, mas com uma relativa independência de outros módulos. Em outras palavras, modularidade indica as diferenças entre os graus de integração dentro e entre conjuntos de caracteres (Klingenberg, 2008).

Uma vez que a relação entre os caracteres seria resultado de um caminho de desenvolvimento e função comuns (Berg, 1960; Olson & Miller, 1958;) pode-se também dizer que caracteres de um mesmo módulo são, até um certo ponto, influenciados e determinados por uma base genética comum (Chernoff & Magwene, 1999; Cheverud, 1982, 1984). Do ponto de vista genético, a integração morfológica é um produto da própria arquitetura genética (Falconer & Mackay, 1996). As relações pleitrópicas, por exemplo, podem produzir correlação entre caracteres dentro de módulos, enquanto, ao mesmo tempo têm efeitos reduzidos em caracteres de outros módulos (Wagner & Altenberg, 1996). Em mamíferos, há evidências de uma organização modular com fortes efeitos

pleiotrópicos dentro de módulos fenotípicos e reduzido entre os módulos (Cheverud *et al.*, 2004; Ehrich *et al.*, 2003; Wagner, 2008). Dessa forma, é importante pensar como a própria modularidade pode evoluir. Alguns modelos simples de genética de populações mostram que uma situação em que os efeitos de um gene sobre outros (epistasia) são modificados diferencialmente poderiam produzir padrões de maior ou menor modularidade (Pavlicev *et al.*, 2008; Wagner *et al.*, 2007).

Com esse panorama, uma maneira de estudar modularidade em organismos é investigar o padrão de covariâncias e correlações genéticas e fenotípicas entre seus caracteres, pois caracteres com função ou desenvolvimento comum tendem a formar complexos de variação relativamente independentes entre si, ou seja, módulos que por sua vez são integrados em estruturas hierárquicas mais complexas. Se existe organização modular em um organismo, seria esperado um padrão em que houvesse correlações altas entre caracteres dentro dos módulos e correlações baixas entre módulos (Cheverud, 1982, 1984; Olson & Miller, 1958). Assim, espera-se que módulos devam evoluir como uma unidade integrada, relativamente independente de outros (Lande, 1979). Essa perspectiva, de que caracteres evoluam conjuntamente, é justamente um dos fatores centrais na importância da integração morfológica/modularidade para avaliar a evolução morfológica de um organismo, contrário a uma abordagem na qual meramente caracteres individuais são estudados (Lande & Arnold, 1983; Porto *et al.*, 2009). Dentro desse contexto, o crânio dos mamíferos é uma estrutura particularmente interessante a se considerar, uma vez que os seus ossos (os quais tem o desenvolvimento afetado por muitos genes) são homólogos entre as diversas ordens, interagem para proteger e dar suporte aos órgãos da cabeça e participam de várias funções (Cheverud, 1982, 1995). Além disso, padrões comuns de

desenvolvimento craniano foram encontrados em grupos muito distantes, o que permite a condução de estudos comparativos em um contexto evolutivo para os mamíferos, tanto em uma escala filogenética mais ampla quanto mais inclusiva (Moore, 1981; Smith, 1997).

Para descrever e quantificar uma morfologia complexa, onde as relações entre os caracteres resultam de processos funcionais, de desenvolvimento e genéticos, a matriz de variância/covariância genética aditiva (ou matriz-G) é usada no campo da genética quantitativa para medir a variação herdada que é a matéria prima para as mudanças evolutivas (Ackermann & Cheverud, 2000; Falconer & Mackay, 1996; McGuigan, 2006; Phillips & McGuigan, 2006; Steppan *et al.*, 2002). A matriz-G assume um papel fundamental na ligação entre microevolução e macroevolução (Steppan *et al.*, 2002), através da ótica da teoria da genética quantitativa, revitalizada dentro da biologia evolutiva, durante os anos 70 e 80 (Barton & Turelli, 1989; Lande, 1976, 1979). A partir desta abordagem, a teoria da genética quantitativa pode ser utilizada como ferramenta para o estudo da integração morfológica e suas potenciais consequências evolutivas (Cheverud, 1982). A resposta evolutiva de um conjunto de caracteres quantitativos é descrita pela equação multivariada de resposta à seleção proposta por Lande (1979):

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

nesta equação, **G** é a matriz genética aditiva de variância e covariância, ou seja, representa a variação e a covariação herdável nos caracteres em estudo; **β** representa a seleção natural, também chamado de gradiente de seleção ou vetor de seleção que representa a força de seleção direcional operando sob cada caráter independentemente das covariâncias fenotípicas; **Δz** é a resposta dos caracteres à seleção, ou seja, é a mudança na média de uma geração para a outra. Em resumo, a interação da matriz de covariância

genética com o gradiente de seleção (β) vai produzir a resposta evolutiva (Δz). Essa relação pode ser observada na Figura 1.1. Nessa figura, imagine que temos duas populações de uma mesma espécie e geograficamente próximas. As elipses nesta figura representam as matrizes de covariância genética (G) das duas populações (A e B) para dois caracteres (x e y). Note que na população A os dois caracteres nessa matriz estão correlacionados fortemente e positivamente; enquanto na população B os caracteres (x e y) interagem fortemente e negativamente. As médias das populações estão no centro das elipses, e o sinal de + e - representam, respectivamente o máximo (pico adaptativo) e o mínimo de aptidão. Note que o vetor de seleção (β) está puxando a população para a direção de incremento da média (em direção ao pico adaptativo). Se somente a seleção importasse essas populações se deslocariam na direção em que a seleção está puxando. Mas como esses caracteres estão geneticamente correlacionados, o que ocorre é o seguinte: ao selecionar para um aumento no caráter Y, o caráter X também é selecionado, obtendo-se uma direção de resposta (Δz) defletida pelo padrão e magnitude da associação entre os caracteres (matriz-G). Nesse exemplo hipotético cada população apresentou uma direção de resposta à evolução. A idéia por trás deste exemplo é demonstrar que dependendo das covariâncias genéticas, populações de uma mesma espécie e geograficamente próximas poderiam responder de maneira completamente diferentes à seleção.

Figura 1.1 Representação da ação de seleção natural (β) sobre dois caracteres X e Y. As elipses representam as matrizes G de duas populações A e B. Na população A, os dois caracteres estão correlacionados positivamente, enquanto na população B estão correlacionados negativamente. A seta entre as elipses de cada população indicam a reposta evolutiva da matriz G depois da pressão da seleção natural em direção ao pico adaptativo (+). Note que cada população responde de acordo com a covariância de G e do seu eixo de maior variação.

Outro ponto relevante é compreender que os padrões de covariação genética interagem com os processos evolutivos não só para determinar a direção da evolução, como visto no exemplo anterior, mas a velocidade (ou a taxa de evolução) das populações. A Figura 1.2 apresenta as matrizes G (elipses cinzas) de três populações (a, b e c) em uma paisagem adaptativa (elipses pontilhadas) considerando-se dois caracteres (x e y). As três populações estão localizadas em pontos diferentes dessa paisagem. O gráfico da esquerda mostra o vetor de seleção (β) exercendo uma força em cada uma das populações para o pico adaptativo. Note que as setas representam o alinhamento do vetor de seleção em cada uma das populações. Cada população mostra o primeiro e o segundo eixo de maior variação

genética. A população A tem o eixo de maior variação alinhado com o vetor de seleção. A população B tem o segundo eixo de maior variação alinhado com o vetor de seleção e por fim, observe que na população C o vetor de seleção (β) não está alinhado nem ao primeiro e nem ao segundo eixo de maior variação nessa população. O gráfico da direita mostra a resposta evolutiva de cada população (Δz). A população A tem o primeiro eixo de maior variação genética alinhado com o vetor de seleção, e dessa forma, a mudança dessa população será linear e rápida até o pico adaptativo. A população B tem o segundo eixo de maior variação genética (menos da metade do primeiro) alinhado com a direção da seleção. Nesse caso a mudança também será linear mas será mais lenta rumo ao pico adaptativo. Por fim, na terceira população, nem o primeiro e nem o segundo eixo de variação estão alinhados com a direção que a seleção está puxando. Nesta população, pelo menos no início do processo, a maior parte da resposta evolutiva vai estar enviesada na direção onde há maior variação genética, nesse caso, no primeiro eixo (que é o de maior variação). Mesmo que a seleção não esteja pressionando nessa direção, a maior parte da mudança evolutiva no começo vai ser nessa direção porque é onde tem mais variação genética. O ritmo de mudança dessa população será mais lenta do que a da população A, porém mais rápida do que a população B. Nesse ponto podemos introduzir o conceito denominado por Schluter (1996) de “linhas de menor resistência evolutiva”. Os padrões de variação genética e de desenvolvimento podem restringir ou facilitar a evolução de complexos morfológicos e coordenar a direção e o ritmo da mudança evolutiva (Marroig & Cheverud, 2005). Enquanto restrições podem ser percebidas como um obstáculo à evolução em algumas direções, elas também podem ser consideradas como facilitadoras do processo adaptativo ao longo do que Schluter (1996) denominou de “linhas de menor resistência evolutiva”. Segundo

Schluter (1996), como os processos evolutivos atuam sobre a variação que existe nas populações, sua ação ocorre mais facilmente nos eixos em que há mais variação. Dessa forma a evolução ocorreria ao longo das linhas de menor resistência evolutiva, e seria portanto, facilitada nesse eixo. Estudos recentes demonstraram que nos mamíferos, essa linha de menor resistência evolutiva é na maioria das vezes representada pela variação de tamanho (Marroig *et al.*, 2009; Marroig & Cheverud, 2005; Porto *et al.*, 2009). Embora a evolução observada das médias dos caracteres ($\Delta \mathbf{z}$) não seja tema da presente tese, este esboço da teoria explicada acima serve para ilustrar dois pontos principais: 1) que o tema central desta tese (comparação de matrizes) é fundamental para o arcabouço delineado acima. Isso porque, a compreensão das mudanças evolutivas só pode ser alcançada conhecendo-se não só a pressão seletiva, como também os padrões de covariação (matriz-G). Um interessante desdobramento disso é que só conseguimos compreender o gradiente de seleção responsável pela diversificação entre grupos, caso as matrizes de variância/covariância tenham permanecido relativamente constantes no período analisado. Sendo assim, estudos de comparações de matrizes são extremamente importantes no entendimento do processo evolutivo. 2) O próprio arcabouço delineado acima pode ser usado para capturar aspectos evolutivamente informativos da estrutura e magnitude de covariação entre os caracteres de cada espécie/táxon via simulações como será delineado mais adiante (como por exemplo avaliar o potencial para mudança microevolutiva dado um conjunto grande de possibilidades de seleção direcional).

Figura 1.2 Linhas de menor resistência evolutiva (LLER), Schutler (1996). Detalhes da figura explicadas no texto.

Para quantificar e comparar a modularidade entre grupos, dois aspectos complementares da integração morfológica devem ser analisados conjuntamente: os padrões e as magnitudes de integração (Marroig & Cheverud, 2001). O padrão de integração se refere às relações entre os elementos morfológicos e pode ser avaliado por meio da análise de correlação ou covariância entre caracteres. Já a magnitude de integração se refere ao nível ou à intensidade das associações entre os caracteres (Porto *et al.*, 2009). A Figura 1.3 apresenta um bom exemplo que ilustra como esses dois aspectos da integração podem ser visualizados em caracteres correlacionados. Para duas espécies hipotéticas, A e B, a figura apresenta a tabela de correlações de três medidas cranianas e os respectivos gráficos. É possível observar nas tabelas que o padrão de associação entre os caracteres é o mesmo, enquanto a magnitudes de integração são diferentes entre as duas espécies. Os

valores de A são maiores em relação aos valores de B. Dessa maneira, A possui uma magnitude geral de integração maior entre todos os caracteres.

Figura 1.3 Tabela de correlações entre três medidas cranianas de duas espécies hipotéticas, A e B, e suas respectivas representações gráficas. Neste caso, as espécies têm exatamente o mesmo padrão de relação entre os caracteres, porém diferem na magnitude de suas correlações. A espécie A apresenta magnitude de integração maior do que a espécie B. Note que os caracteres estão mais fortemente associados em A do que em B. *Retirado de Porto et al. (2009).*

Quando dois grupos tem exatamente o mesmo padrão de associação entre os caracteres, mas diferem na intensidade dessas conexões, ou seja na magnitude da integração, a resposta evolutiva de cada espécie pode ser completamente diferente (Hansen & Houle, 2008; Porto *et al.*, 2009). De uma maneira geral, grupos que apresentam magnitudes de integração mais baixas respondem de forma mais alinhada à direção do gradiente de seleção. Dessa forma, podemos compreender quais são as consequências evolutivas relacionadas aos padrões e magnitudes de integração apresentados pelos organismos, ou melhor, de uma morfologia complexa como o crânio dos mamíferos (especificamente roedores) que é o tema deste estudo.

Nessa abordagem e baseados na teoria da genética quantitativa, Marroig *et al.* (2009) e Hansen e Houle (2008) desenvolveram métricas e testes empíricos para avaliar o potencial evolutivo de uma população utilizando a matriz de covariância. Duas delas têm especial importância neste estudo: flexibilidade e restrição. A flexibilidade é definida matematicamente como a correlação entre o vetor de seleção e a resposta evolutiva dada pela matriz de covariância. Em outras palavras, é uma medida do quanto uma população é capaz de responder na direção em que a seleção está pressionando (Marroig *et al.*, 2009). A restrição, por sua vez, é medida pela correlação entre o vetor resposta (dada uma força de seleção) e o eixo de maior variação (primeiro componente principal) da matriz de covariância, denominado por Schluter (1996) de “linha de menor resistência evolutiva. Nesse contexto, o índice de restrições informa o quão restritas ao eixo de menor resistência evolutiva são as respostas de uma população. Os conceitos de flexibilidade e restrição podem ser visualizados nas duas últimas figuras apresentadas aqui. Considerando-se a Figura 1.3, a espécie que apresenta a maior magnitude geral de integração (A) irá

apresentar em geral e em média uma menor capacidade de responder na direção que a seleção estará pressionando, enquanto a espécie B (com menor valor) será mais flexível evolutivamente. Na Figura 1.2, é possível observar que o alinhamento do eixo de maior variação da população com o vetor de seleção refletiu na direção e taxa (velocidade maior) da resposta evolutiva da populações em relação ao pico adaptativo.

Neste contexto, vemos que os padrões de variação genética e do desenvolvimento podem tanto restringir quanto facilitar a evolução de complexos morfológicos e alterar inclusive a direção e a taxa com que a evolução vai ocorrer. Entre as implicações evolutivas de uma organização modular, cabe compreender dois pontos importantes: a alta correlação entre os caracteres do mesmo complexo funcional e de desenvolvimento assegura uma evolução coordenada das diferentes partes do organismos (Klingenberg, 2004); e a baixa (ou ausente) correlação entre as características de diferentes complexos relacionados a função e desenvolvimento permite que estes evoluam de uma forma quase independente, permitindo, portanto, a adaptação a diferentes funções, com pouca ou nenhuma interferência com outras funções (Wagner *et al.*, 2007).

Com base nos estudos realizados com mamíferos, alguns padrões gerais podem ser observados das comparações da modularidade e integração morfológica, e suas potenciais consequências evolutivas (Cheverud, 1996; Marroig & Cheverud, 2001; Marroig *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010): (1) os padrões de correlação são muito conservados na maioria dos táxons; (2) a magnitude de integração não é conservada e mostrou-se bastante plástica, mesmo em grupos próximos (ver Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010); (3) o principal fator afetando a evolução da magnitude de integração foi o quanto da variação total de cada população

estava associada ao tamanho (não em termos absolutos, mas sim relativos, ou seja, qual a porcentagem do total da variação associada ao primeiro componente principal); (4) quanto maior a porcentagem de variação associada a tamanho, maiores as correlações e menos evidentes os módulos (Porto *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2013; Shirai & Marroig, 2010); (5) espécies que apresentam alta magnitude geral de integração entre os caracteres do crânio possuem menor capacidade de evoluir na direção da seleção, sendo portanto mais restritas evolutivamente; enquanto espécies com associações mais baixas entre os caracteres cranianos apresentam maior flexibilidade evolutiva (Marroig *et al.*, 2009).

Observe que os exemplos das figuras citadas no decorrer da introdução foram baseados em matrizes genéticas (**G**), ou seja, as matrizes que representam a variância e covariância genética aditiva (herdável) e, conseqüentemente, a variação disponível para a evolução dos fenótipos nos organismos (Cheverud, 1988; Falconer & Mackay, 1996; Lande, 1979; Phillips & McGuigan, 2006; Stepan *et al.*, 2002). Contudo, por razões práticas, as matrizes genéticas são de difícil obtenção. Além dos valores fenotípicos dos caracteres, para a estimativa de **G** são necessários conjuntos replicados de centenas de organismos aparentados com genealogia conhecida, o que envolve um programa de criação controlada em cativeiro (Cheverud, 1996b). Assim, este tipo de abordagem tem sido realizada para comparações envolvendo poucos táxons (duas ou três espécies – e.g. Arnold & Phillips, 1999; Lovsfold, 1986), o que restringe a compreensão da evolução da estrutura de covariação dos caracteres ao longo da história de vida (Stepan, 1997a, 1997b). Além disso, dado que o número de famílias dentro de uma população, é menor que o total de indivíduos (gerados em uma colônia experimental, por exemplo), as matrizes **G** são estimativas com um forte ruído ou erro que deve ser considerado (Roff, 1995, 1997). Outro caminho

possível é substituir a matriz **G** por sua correspondente fenotípica (matrizes **P**) se ambas forem similares ou proporcionais (Cheverud, 1988; Falconer & MacKay, 1996; Marroig & Cheverud, 2001; Stepan *et al.*, 2002), o que ocorre principalmente nos casos de alta herdabilidade de caracteres morfológicos. As matrizes **P** são mais fáceis de serem obtidas e testes empíricos identificaram **P** como uma substituta confiável de **G** em diversos grupos nas últimas décadas (Arnold & Phillips, 1999; Atchley, Rutledge, & Cowley, 1981; Cheverud, 1988, 1995, 1996b), incluindo avaliações entre os mamíferos. Especificamente, matrizes **G** produzidas para uma população de primatas (*Saguinus*) e duas de roedores (*Akodon* e *Calomys*) foram comparadas com matrizes **P** estimadas entre os mamíferos, tanto em um contexto filogenético mais amplo (para todas as ordens da classe), como em um escopo mais inclusivo da diversidade dentro de um grupo (macacos do novo e velho mundo, marsupiais e a magna ordem Xenarthra). Em todos os casos, **G** e **P** foram bastante similares, favorecendo a interpretação de que se mantiveram relativamente constantes ao longo da evolução dos mamíferos e que **P** pode funcionar como uma substituta de sua contraparte genética (Garcia, 2010; Hubbe, 2013; Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Silva, 2010).

Um outro caminho possível, caso haja inexistência de **G**, é a comparação das matrizes de covariância fenotípicas em um contexto filogenético amplo. Constância ou proporcionalidade de matrizes fenotípicas entre um grupo de populações ou espécies é improvável sem a constância do componente genético (Lande, 1979). Em outras palavras, um resultado de semelhança entre padrões de covariância entre todos os táxons comparados a partir de matrizes **P** permite inferir que os padrões das matrizes genéticas também sejam conservados. Se a estrutura de covariação fenotípica for similar entre os

grupos analisados, os estudos comparativos de genética quantitativa podem ser conduzidos com confiança (Marroig & Cheverud, 2001, Marroig *et al.*, 2009). Embora a comparação dos padrões das matrizes **G** e **P** seja um importante teste de um pressuposto fundamental para interpretação evolutiva e testes subsequentes de processos evolutivos, a comparação por si só poderia ser uma abordagem muito interessante para entender a evolução morfológica. Uma questão que se levanta está relacionada aos fatores que podem influenciar a estabilidade de padrões genéticos e fenotípicos. Uma potencial fonte de estabilidade ou dissimilaridade na estrutura de covariância está relacionada à função e desenvolvimento compartilhando entre caracteres. Um resultado comum em estudos anteriores foi que a integração morfológica entre as partes do crânio de mamíferos está associada aos processos de desenvolvimento e função (Ackermann & Cheverud, 2000; Chernoff & Magwene, 1999; Cheverud, 1982, 1989, 1995, 1996b; Zelditch & Carmichael, 1989; Zelditch *et al.*, 1990), como postulado por Olson & Miller (1958) e Berg (1960). Outro fator que pode afetar a estabilidade dos padrões de covariância está relacionado ao histórico filogenético de um grupo. Diferenças entre as estruturas podem acumular com o passar do tempo evolutivo ou a própria pressão de seleção direcional pode levar à quebra da correlação entre caracteres.

Nesta tese, a partir da abordagem descrita da genética quantitativa e integração morfológica, as matrizes de covariância fenotípicas de caracteres quantitativos foram comparadas em um contexto filogenético amplo correspondente aos roedores da subfamília Sigmodontinae. Fatores que influenciam a estabilidade dessas matrizes também foram avaliados. Na seção abaixo discorro sobre este diverso grupo de roedores e na seção seguinte apresento meus objetivos e hipóteses.

Grupo de estudo: os roedores da subfamília Sigmodontinae (Myomorpha: Cricetidae)

Os sigmodontíneos (sensu Reig, 1980) formam a segunda maior subfamília de roedores no mundo e é o grupo mais diverso da fauna de mamíferos neotropicais. As espécies que compõem essa subfamília são conhecidas por apresentar adaptações ecomorfológicas para hábitos de vida terrestres (a maior parte), arbóreos, escansoriais, semi-fossoriais, semi-aquáticos e ocupam uma grande variedade de habitats como pastagens, desertos, ambientes de savana (cerrado) e florestas subtropicais e tropicais. Além disso, ocupam um gradiente altitudinal que varia desde o nível do mar até 5.550 metros de altitude. Eles apresentam uma variação de massa corporal desde de um mínimo de 9-11 gramas, como as espécies dos gêneros *Oligoryzomys*, *Neacomys*, *Microryzomys*, chegando em torno de 510 gramas, como os membros do gênero *Kunsia* (Bonvicino *et al.*, 2008; Cabello *et al.*, 2006).

Com aproximadamente 400 espécies e 85 gêneros reconhecidos atualmente em nove tribos (Salazar-Bravo *et al.*, 2013), eles estão amplamente distribuídos por todo o mundo novo, desde o norte da Terra do Fogo, atravessando toda a América do Sul e Central chegando até a porção sul e leste dos Estados Unidos na América do Norte (Nowak & Paradiso, 1999). A maior parte das espécies ocorre exclusivamente na América do Sul (em torno de 68 gêneros), sendo que apenas um gênero é endêmico da América Central (D'Elía,

2003a). A origem da subfamília e da linhagem ou linhagens de sigmodontíneos que entraram na América do Sul, assim como aspectos da sua diversificação tem sido alvo de debate desde o início da década de 50 no século XX. Esse debate está centrado em dois pontos: 1) se a entrada deles ocorreu antes ou depois da formação do istmo do Panamá (~ 3.5 milhões de anos atrás); 2) e se a maior diversificação desta subfamília ocorreu na América do Norte/Central ou na do Sul (veja Baskin, 1978, 1986; D'Elía 2000; Hershkovitz, 1972; Marshall, 1979; Pardiñas *et al.*, 2002; Patterson & Pasqual, 1972; Simpson, 1950). Em relação ao primeiro ponto do debate citado, apesar de haver uma pequena divergência de resultados devido ao método de relógio molecular aplicado e o número de espécies utilizadas, há um consenso atual de que a origem dos Sigmodontinae ocorreu aproximadamente no Mioceno médio, em torno de 12 milhões de anos (Parada *et al.*, 2013; Steppan *et al.*, 2004;). Além disso, a maior parte das tribos de Sigmodontinae se diversificou durante o fim do Mioceno (entre 6.9 a 9.4 milhões de anos) e registros fósseis indicam a presença deles na América do Sul antes da formação completa do istmo do Panamá (Pardiñas 2000, Pardiñas & Tonni, 1998). Mais ainda, ao menos quatro tribos estavam presentes na Argentina no início do Plioceno, em torno de cinco milhões de anos atrás (Pardiñas *et al.*, 2002; Reig, 1978). Em relação ao segundo ponto da discussão em torno do histórico biogeográfico dos sigmodontíneos, Steppan *et al.*, (2004) e Parada *et al.*, (2013) concordam que o cenário mais plausível envolve a invasão de uma ou poucas linhagens na América do Sul o que permitiu uma rápida irradiação dessa subfamília no continente. Porém, essa é uma questão que ainda merece melhor avaliação a partir da inclusão de mais táxons e também de dados moleculares desta enigmática subfamília e de suas linhagens, associados a eventos paleogeográficos.

Do ponto de vista filogenético, a monofilia dos Sigmodontinae é bem estabelecida, principalmente a partir de estudos baseados em dados moleculares (D'Elía, 2000; Engel *et al.*, 1998; Jansa & Weksler, 2004; Martínez *et al.*, 2012; Parada *et al.*, 2013; Salazar-Bravo *et al.*, 2013; Schenk *et al.*, *in press*; Smith & Patton, 1999; Steppan *et al.*, 2004; Weksler, 2003). Dentro dos sigmodontíneos, dois grandes subclados definem as nove tribos atualmente reconhecidas (D'Elía *et al.*, 2007) para subfamília: Oryzomyalia (*sensu* Steppan *et al.*, 2004), que forma o clado mais diverso da subfamília e inclui o ancestral comum mais recente de sete tribos: Abrotrichini, Akodontini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Thomasomyini e Wiedomyini; e um outro clado (não nomeado) que contém as linhagens que compõem as duas outras tribos: Sigmodontini, Ichthyomyini. Este arranjo taxonômico para a subfamília será seguido neste estudo e pode ser visualizado na Figura 1.4 (Schenk *et al.*, *in press*).

Apesar da estabilidade taxonômica reconhecida para a subfamília, cabe ressaltar que a organização dos gêneros em tribos ainda está sujeita a discussões e avaliações. Inicialmente, baseadas em similaridades morfoestruturais ou hipóteses evolutivas especulativas (e.g., Hershkovitz, 1962; Reig, 1980, 1984, Voss, 1988, Voss 1993), a alocação dos táxons em cada tribo tem sido reestruturada a partir de análises filogenéticas, que utilizaram tanto dados morfológicos quanto moleculares (e.g., Martinez *et al.*, 2012; Parada *et al.*, 2013; Salazar-Bravo *et al.*, 2013; Smith & Patton, 1999; Steppan, 1995; Voss, 1988, 1993; Voss & Carleton, 1993, Weksler, 2006). Dessa forma, a monofilia de muitas tribos têm sido comprovadas recentemente (Martinez *et al.* 2012, Parada *et al.*, 2013; Salazar-Bravo *et al.*, 2013; Schenk *et al.*, *in press*), porém ainda onze gêneros não estão alocados a nenhuma das tribos reconhecidas atualmente e, assim, considerados como Sigmodontinae *incertae sedis* (D'Elía *et al.*, 2007): *Abrawayaomys*, *Andinomys*, *Chinchillula*, *Delomys*, *Euneomys*,

Irenomys, *Juliomys*, *Neotomys*, *Phaenomys*, *Punomys* e *Wilfredomys*. Esses gêneros tiveram seu posicionamento filogenético dentro de Sigmodontinae reavaliados recentemente por Martinez *et al.* (2012), Salazar-Bravo *et al.* (2013) e Schenk *et al.* (*in press*). Os resultados desses estudos indicam dois agrupamentos monofiléticos, um deles formado pelo clado *Neotomys*, *Euneomys* e *Irenomys*, e o outro clado definido pelos gêneros *Andinomys* e *Punomys*. Porém, ainda não houve descrição formal destes agrupamentos em um nível supragenérico. Dessa maneira, caracteres morfológicos associados aos resultados moleculares em análises futuras poderão auxiliar a definição e nomeação desses grupos (Martínez *et al.*, 2012).

Este contexto evolutivo e biogeográfico, com uma notável diversificação, ocupação de novos habitats e inúmeras adaptações ecomorfológicas desde de sua origem, fazem dos Sigmodontinae um grupo atraente para a investigação da evolução de caracteres complexos. Contudo, em relação a esta subfamília análises de modularidade ou integração morfológica são em grande parte focadas na mandíbula (e.g. Márquez, 2008; Zelditch & Wood, 2008) ou aplicada a populações (e.g. Steppan, 1997a, 1997b). Este projeto visa abordar as questões introduzidas aqui, dentro de um contexto filogenético amplo para a subfamília.

Figura 1.4 Filogenia da subfamília Sigmodontinae conforme proposta por Schenk et al., (*in press*). As barras à direita da filogenia mostram a subdivisão nas diferentes tribos. Espécies não alocadas em nenhuma das tribos atuais (Sigmodontinae *incertae sedis*) estão sinalizadas com barras cinzas. A seta na cor preta indica o nó ancestral do grupo Oryzomyia.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESES

O objetivo geral do presente trabalho é investigar a evolução dos caracteres cranianos em roedores da subfamília Sigmodontinae utilizando o arcabouço teórico da genética quantitativa e da integração morfológica. Apresento abaixo os objetivos específicos e as hipóteses que abrangem este estudo:

1) Comparar as matrizes de covariância e de correlação fenotípicas (P) entre os crânios das espécies de roedores pertencentes à subfamília Sigmodontinae;

Hipótese: A estrutura de covariação e correlação desses roedores é, no geral, conservada entre as espécies.

2) Avaliar os padrões e as magnitudes de integração morfológica nos crânios dos roedores sigmodontíneos.

Hipótese: O padrão de associação entre os caracteres é muito similar, porém a magnitude geral de integração varia entre as espécies.

3) Identificar quais os caracteres cranianos que mais divergiram e aqueles que permaneceram mais similares entre as matrizes fenotípicas do grupo.

4) Investigar a relação entre a história evolutiva (filogenia) do grupo e os padrões estruturais das matrizes de correlação e covariância fenotípicas entre as espécies.

Hipótese: Espécies mais próximas filogeneticamente apresentam estruturas de correlação e de covariância mais similares.

5) Testar a presença de módulos nos crânios dos roedores sigmodontíneos, a partir das hipóteses de desenvolvimento e função compartilhadas nos crânios dos mamíferos (Cheverud, 1995).

Hipótese: O padrão de modularidade no crânio dos Sigmodontinae é estruturado de acordo com a origem compartilhada de função e desenvolvimento.

6) Investigar as relações entre a variação de tamanho alométrico e a modularidade no crânio das espécies de roedores sigmodontíneos.

Hipótese: Quanto maior a quantidade de variação relacionada a tamanho, maior a magnitude geral de integração morfológica e menos evidentes os módulos.

7) Explorar as potenciais consequências evolutivas dos padrões e das magnitudes de integração na evolução desse grupo de roedores.

Hipótese: Espécies que apresentam associações mais baixas nos caracteres cranianos são evolutivamente mais flexíveis, ou seja, apresentam maior habilidade em responder na direção em que a seleção está atuando. Contrariamente espécies que apresentam alta magnitude geral de integração entre os caracteres do crânio possuem menor capacidade de evoluir na direção da seleção. Neste sentido a quantidade de variação associada ao tamanho atua como uma força de restrição no potencial de mudança evolutiva das espécies.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Amostra

Os acervos de roedores sigmodontíneos catalogados em coleções científicas não possuem séries de espécimes representativas para todos os gêneros da subfamília. Enquanto há séries com centenas de exemplares para muitos táxons como as que foram obtidas pelo Museu Nacional entre as décadas de 30 a 50, durante o Serviço de Estudos e Pesquisas sobre a Febre Amarela e o Serviço Nacional da Peste (Oliveira & Franco, 2005; Vaz, 2005), há também táxons muito mal representados com apenas um indivíduo por gênero (e.g. *Amphynectomys* e *Pearsonomys*). Entre os 85 gêneros da subfamília atualmente reconhecidos, listei 38 deles (Anexo 8.2) dos quais não foi possível coletar uma amostra mínima de espécimes (em torno de 40 de uma mesma espécie) para produzir matrizes de correlação e covariância com confiança.

Relacionei a baixa amostragem desses táxons a dois fatores principalmente. O primeiro foi a variação ontogenética e a qualidade das séries catalogadas que encontrei ao visitar os acervos das coleções. Em muitos casos, táxons com inicialmente mais de 60 exemplares catalogados no acervo das coleções eram compostos, em sua maioria, por crânios muito danificados ou espécimes muito jovens que foram excluídos das amostras (exemplos *Lexonius apicalis*, *Nesoryzomys* sp., *Deltamys kempi*). Um segundo fator que influenciou a coleta de dados foi a ausência de boas séries amostrais para muitos gêneros e espécies da subfamília, o que ainda demonstra a necessidade de continuidade de inventariamento do grupo com a combinação de métodos de captura variados (Voss &

Emmons, 1996). Um exemplo disso são os cinco gêneros que formam a tribo Ichthyomyini que muitas vezes são representados por um a cinco espécimes para cada espécie, excluindo os danificados. Entre as tribos conhecidas da subfamília posso citá-la como a mais mal representada em coleções científicas de mamíferos.

No total, medi 2897 crânios de roedores da subfamília Sigmodontinae distribuídos em 63 gêneros, 82 espécies (Anexo 8.10). Os espécimes medidos estão depositados nas seguintes instituições: Museu Nacional (MN, Rio de Janeiro), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo), Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), National Museum of Natural History (USNM, Washington D.C.), American Museum of Natural History (AMNH, Nova Iorque) e Museum of Vertebrate Zoology (MVZ, Berkeley). Aqueles gêneros com amostras insuficientes para estimar as matrizes ($n < 40$) foram excluídos e utilizei 2238 espécimes para as análises subsequentes (Anexo 8.1). Os gêneros excluídos das análises aqui, serão utilizados em trabalhos futuros sobre evolução da média dos caracteres, pois estas análises não envolvem a estimativa de matrizes de covariância e portanto, não necessitam de tamanho amostral de 40 indivíduos. Dessa forma, a amostra deste estudo representa 36 gêneros (e 39 espécies) entre os 43 que listei com boas séries em acervos científicos de mamíferos. Dentre as nove tribos da subfamília, apenas Reithrodontini não está representada. Na Tabela 3.1 apresento o número de indivíduos medidos para os 39 táxons presentes neste estudo.

Tabela 3.1 Representantes da subfamília Sigmodontinae analisados neste estudo. As espécies estão apresentadas de acordo com as respectivas tribos e entre parênteses estão os números de indivíduos amostrados.

Subfamília Sigmodontinae	
<p>Tribo Abrotrichini, D'Elía et al, 2007 <i>Abrothrix longipilis</i>, Waterhouse, 1837 (60) <i>A. jelskii</i>, Thomas, 1894 (51)</p> <p><i>Chelemys macronyx</i>, Thomas, 1894 (56) <i>Geoxus valdivanus</i>, Philippi, 1858 (63)</p> <p>Tribo Akodontini, Vorontsov, 1959 <i>Akodon cursor</i>, Winge, 1887 (38) <i>Oxymycterus angularis</i>, Thomas, 1909 (38) <i>Scapteromys tumidus</i>, Waterhouse, 1837 (50) <i>Thaptomys nigrita</i> Lichtenstein, 1829 (59)</p> <p>Tribo Ichthyomyini, Vorontsov 1959 <i>Neusticomys monticolus</i> Anthony, 1921 (12)</p> <p>Tribo Phyllotini, Vorontsov, 1959</p> <p><i>Auliscomys pictus</i> Thomas, 1884 (59) <i>Calomys expulsus</i>, Lund, 1841 (41) <i>Graomys griseoflavus</i> Waterhouse, 1837 (58) <i>Loxodontomys micropus</i> Waterhouse, 1837 (59) <i>Phyllotis darwini</i> Waterhouse, 1837 (46)</p> <p>Sigmodontinae incertae sedis <i>Chinchillula sahame</i> Thomas, 1898 (44) <i>Delomys dorsalis</i> Hensel, 1873 (39) <i>Irenomys tarsalis</i> Philippi, 1900 (43) <i>Neotomys embrius</i> Thomas, 1894 (43)</p>	<p>Tribo Oryzomyini, Vorontsov, 1959 <i>Aegialomys xanthaeolous</i>, Thomas 1894 (58) <i>Cerradomys langguthi</i>, Percequillo et al, 2008 (48)</p> <p><i>Handleyomys alfaroi</i>, J. A. Allen, 1891 (53) <i>Holochilus brasiliensis</i> Desmarest, 1819 (42) <i>Melanomys idoneus</i> (Goldman, 1912) (51) <i>Microrizomys minutus</i> Tomes, 1860 (63) <i>Neacomys</i> sp. Thomas, 1900 (98) <i>Nectomys squamipes</i> Brants, 1827 (60) <i>Nephelomys devius</i> Bangs, 1902 (61) <i>Oecomys bicolor</i>, Tomes, 1860 (54) <i>O. roberti</i> Thomas, 1903 (59) <i>Oryzomys couesi</i> Alston, 1876 (53) <i>Sigmodontomys alfari</i> J. A. Allen, 1897 (54) <i>Transandinomys talamancae</i> J. A. Allen, 1891 (68) <i>Zygodontomys brevicauda</i> J. A. Allen e Chapman, 1893 (49)</p> <p>Tribo Thomasomyini, Steadman e Ray, 1982 <i>Aepeomys lugens</i>, Thomas, 1896 (51) <i>Rhipidomys macconnelli</i> De Winton, 1900 (54)</p> <p><i>R. macrurus</i> Gervais, 1855 (57) <i>Thomasomys aureus</i> Tomes, 1860 (49)</p> <p>Tribo Sigmodontini, Wagner, 1843 <i>Sigmodon hispidus</i> Say and Ord, 1825 (61)</p> <p>Tribo Wiedomyini, Reig, 1980 <i>Wiedomys pyrrhorhinos</i> Wied-Neuwied, 1821 (58)</p>

3. 2 Taxonomia

Neste trabalho, sigo a classificação taxonômica proposta por Musser & Carleton, (2005) com as devidas atualizações para revisões de gêneros e espécies disponíveis na literatura atual (e.g Percequillo *et al.*, 2011; Weksler & Percequillo, 2011; Weksler *et al.*, 2006; Pine *et al.*, 2012). Cada gênero amostrado e analisado aqui foi representado por uma espécie (geralmente a espécie-tipo), salvo os gêneros *Abrothrix*, *Rhipidomys* e *Oecomys* que estão amostrados por duas espécies cada um devido a sugestões de representarem mais de um gênero (Bruce Patterson comunicação pessoal, Musser & Carleton, 2005; Tribe 1996). Cabe dizer que a classificação utilizada aqui reflete a história evolutiva da subfamília disposta na Figura 1.4 (introdução) e que as espécies estão organizadas nos resultados de acordo com as tribos formalmente reconhecidas atualmente , seguindo D'Elía *et al.* (2007).

Para a identificação das espécies durante a coleta de dados utilizei as seguintes revisões sistemáticas disponíveis na literatura: Carleton & Arroyo-Cabrales, 2009; Carleton & Musser, 1989; Cordeiro-Estrela *et al.* 2006; Geise, 2012; Gonçalves, 2006; Hanson & Bradley, 2008; McCain *et al.* 2007; Moreira & Oliveira, 2011; Pacheco, 2003; Patton *et al.* 2000; Percequillo, 2003; Percequillo *et al.*, 2008; Pine *et al.*, 2012; Prado, 2012; Prado & Percequillo, 2011; Steppan, 1995; Tribe, 1996; Voss, 1988; Voss *et al.*, 2001; Weksler 2006; Weksler *et al.*, 2006). Além disso, contei com o apoio de pesquisadores para identificação de espécies (e espécimes) que ainda estão sob revisão atualmente: Marcelo Weksler e Alexandre Percequillo para espécies da tribo Oryzomyini, Michael Carleton, Bruce Patterson

e James Patton cederam revisões ainda não publicadas do novo volume de roedores da América do Sul. Quando possível busquei por amostras de uma mesma localidade ou geograficamente próximas.

Para definir as diferentes classes etárias usei como critério as condições de desgaste e erupção dos dentes (Figura 3.1), seguindo a classificação proposta por Tribe (1996). A definição da classe etária de cada espécime foi feita com auxílio de uma lupa estereoscópica sendo que apenas indivíduos adultos (classes etárias 2, 3, 4 e 5) foram incluídos nas análises. Indivíduos com o terceiro molar (M3) não aparente ou com erupção incompleta foram alocados na classe etária 0; na classe etária 1 foram classificados indivíduos nos quais o esmalte na superfície do segundo molar (M2) estavam levemente desgastados e a dentina era visível apenas na cúspide lingual, não sendo visível nas circunvoluções e cristas; alocados na classe etária 2 foram os indivíduos com a dentina visível na maioria das circunvoluções, porém não no centro das cristas dos molares; na classe etária 3 foram classificados os indivíduos com dentina visível e confluyente entre todas as cúspides; indivíduos da classe etária 4 se caracterizam por terem a dentina completamente visível e muito confluyente sendo as características principais da coroa ainda facilmente discerníveis, embora as cúspides labiais estejam gastas e reduzidas de altura; e por fim indivíduos da classe etária 5 são aqueles nos quais o segundo molar (M2) possui dentina reduzida sem elementos do esmalte interno e sem cúspides. Os indivíduos que exibiram graus intermediários de desgaste entre duas classes etárias consecutivas foram alocados na classe etária mais velha.

Figura 3.1 - Exemplos de indivíduos das diferentes classes etárias usadas para a classificação dos espécimes. A classificação varia desde a erupção incompleta do terceiro molar M3 (idade 0) até a perda das cúspides dos molares (idade 5), passando por progressivo desgaste nos molares e diminuição das cúspides. As fossetas medial (mf) e labial (ml) estão marcadas na idade 2.

3.3 Marcadores, medidas e repetibilidade

Em cada crânio, registrei 32 pontos de referência (coordenadas tridimensionais) com um digitalizador Microscribe MX. Eles estão localizados nos encontros entre as suturas dos ossos e outras estruturas cranianas discretas que são facilmente visualizadas entre a maioria dos grupos de mamíferos. Foram escolhidos por representarem as regiões do crânio que compartilham um histórico de desenvolvimento e de função, e ao mesmo tempo, representam a estrutura craniana como um todo e já foram utilizados em estudos de diversas ordens de mamíferos (Cheverud, 1982; Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*,

2009; Porto *et al.*, 2009). Uma vez que esses marcadores são homólogos entre as diversas ordens de mamíferos, será possível comparar os resultados obtidos no presente trabalho com àqueles citados acima. Os pontos de referência coletados estão apresentados na Figura 3.2 e descritos na Tabela 3.2, juntamente com as respectivas siglas de identificação destes. Dos 32 pontos de referência coletados foram utilizados nas análises posteriores 21 marcadores a fim de maximizar a amostragem de espécimes. Os pontos não utilizados serão usados futuramente em análises de aspectos funcionais e evolução das médias dos caracteres nestes roedores.

Com base nessas coordenadas, calculei um conjunto de 35 distâncias lineares que descrevem a morfologia craniana sem redundância, calculando a média para as distâncias que estão presentes nos dois lados do crânio. Se um espécime estivesse danificado em alguma região que contivesse pontos de referência laterais, utilizei apenas a medida do lado intacto; espécimes com pontos de referência centrais danificados não foram digitalizados. Digitalizei cada espécime duas vezes, o que permitiu estimar as repetibilidades para os caracteres e avaliar o erro associado à mensuração. As 35 distâncias euclidianas agrupadas em cinco unidades funcionais e de desenvolvimento (*sensu* Cheverud, 1995) encontram-se na Tabela 3.3.

Figura 3.2- Marcadores tomados nos crânios utilizados neste estudo. Os números correspondem aos marcadores descritos na Tabela 3.2. Pontos marcados em vermelhos indicam os marcadores não incluídos no estudo.

Tabela 3.2 Sigla e descrição dos pontos de referência utilizados para digitalização dos crânios. A posição de cada marcador está listada como S= sagital e B= bilateral. Siglas com * indicam marcadores não utilizados nas análises.

	SIGLA	Posição	Pontos de referência	Descrição
1	IS	S	Intradental superior	Extremidade da sutura entre os pré-maxilares, logo abaixo do processo gnático
2	PM	B	Sutura pré-maxilar-maxilar no alvéolo	Ponto mais anterior da junção dos ossos da pré-maxila com a maxila
3	NSL	S	Nasale	Extremidade anterior da sutura entre os nasais
4	NA	S	Násion	Sutura entre os frontais e nasais
5	BR	S	Bregma	Sutura entre frontais e parietais
6	PT	B	Ptérion	Encontro das suturas dos ossos parietais, frontais e temporais
7	ZS	B	Zigomaxilar superior	Ponto mais dorsal da sutura que delimita o processo zigomático entre os ossos maxila e jugal
8	ZI	B	Zigomaxilar inferior	Ponto mais ventral da sutura entre os ossos da maxila e jugal
9	MT	B	Tuberosidade maxilar	Extremidade ventro- posterior da sutura entre maxilar e palatino
10	PNS	S	Espinha posterior nasal	Extremidade posterior da sutura entre os palatinos
11	APET	B	Pétreo temporal anterior	Extremidade lateral da sutura entre o basiesfenóide e basioccipital
12	BA	S	Básion	Ponto sagital ventral da margem do forâmen magno
13	OPI	S	Opístion	Ponto sagital dorsal da margem do forâmen magno
14	EAM	B	Meato auditivo anterior externo	Meato auditivo externo, no ponto mais anterior do etimóide
15	PEAM	B	Meato auditivo posterior externo	Meato auditivo externo, no ponto mais posterior do etimóide.
16	ZYGO	B	Sutura zigo-temporal inferior	Extremidade ventral da sutura entre os ossos jugal e esquamosal
17	TSP	B	Junção temporo-esfeno-parietal	Encontro das suturas dos ossos esquamosal, alisfenóide e orbitoesfenóide
18	TS	B	Junção temporo-esfenoidal no pétreo	Ponto mais caudal da sutura temporo-esfenoidal
19	JP	B	Processo jugular	Logo após o forâmen jugular, abaixo do processo paraoccipital
20	LD	S	Lâmbda	Sutura entre os ossos interparietal e supraoccipital
21	AS	B	Astérion	Sutura latero-caudal entre o parietal e supraoccipital
22	FIV*	B	Porção ventral do forâmen infraorbital	Porção mais ventral do forâmen infraorbital
23	EZ*	B	Extremidade da placa zigomática	Localizado dorso-anteriormente na placa zigomática, em sua porção mais extrema

....Continuação Tabela 3.2.

	SIGLA	Posição	MARCADOR GEOMÉTRICO	Descrição
24	PMZ*	B	Pré-maxila com reentrância zigomática	Região dorso-lateral anterior do osso da pré-maxila no início da curva da reentrância zigomática
25	LRI*	B	Largura da região interorbital	Extremidade dorso-lateral da leve sutura entre os ossos frontais
26	PL*	B	Palatino	Sutura entre maxilares e palatinos
27	LD2*	B	Parietal e interparietal	Ponto medial da sutura entre os ossos parietais e interparietais
28	FIA*	S	Forâmen incisivo anterior	Extremidade anterior do forâmen incisivo
29	FIP*	S	Forâmen incisivo posterior	Extremidade posterior do forâmen incisivo
30	M1*	B	Primeiro molar	Margem anterior do alvéolo do primeiro molar
31	FO*	B	Forâmen oval	Extremidade posterior do forâmen oval
32	IT	B	Interparietal	Sutura das extremidades laterais do osso parietal

Tabela 3.3- 35 distâncias euclidianas (medidas lineares entre os marcadores) e classificação dos caracteres nos cinco grupos funcionais e de desenvolvimento nas duas grandes regiões cranianas.

MEDIDA	GRUPO FUNCIONAL/DESENVOLVIMENTO	REGIÃO
IS-PM	Oral	Face
IS-NSL	Nasal	Face
IS-PNS	Oral, Nasal	Face
PM-ZS	Oral	Face
PMZI	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	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

3.4 Preparação dos dados: normalidade e repetibilidade das medidas

O primeiro passo após a medição dos indivíduos foi realizar análises de estatísticas descritivas básicas com o objetivo de identificar valores atípicos (comumente chamados de *outliers*) para cada amostra representativa das espécies. Utilizei a ferramenta de análise *Steam and Leaf* (Tukey, 1977) para verificar a distribuição das variáveis sob a normalidade com os valores de máxima, mínima, médias e coeficientes de variação e, assim, evitar vieses à interpretação dos resultados dos testes estatísticos que serão aplicados sobre a base dados. A causa de ocorrência de *outliers* pode estar associada tanto a uma variação natural da população ou a erros de medida ou de amostragem (como por exemplo classificação taxonômica errônea), e esses fatores foram avaliados para cada espécie amostrada.

Como cada espécime foi digitalizado duas vezes, o erro associado à mensuração foi também avaliado através do cálculo da repetibilidade (Falconer & Mackay, 1996.; Lessells & Boag, 1987) a partir de rotinas desenvolvidas no ambiente de programação R (R Development Core Team, 2010). A repetibilidade pode ser definida como a porcentagem da variação total das medidas que deve ser atribuída as diferenças entre espécimens e não está associada ao erro de observação intra-individual (diferença entre a primeira e segunda medição). O cálculo é realizado através de uma ANOVA simples sendo o indivíduo o fator independente, ou seja, cada indivíduo tem duas medidas (as réplicas) para cada variável (as distâncias). A repetibilidade foi calculada a partir da fórmula de Lessells & Boag (1987), que definiram que:

$$r = \frac{s_A^2}{(s^2 + s_A^2)}$$

No qual r é repetibilidade, o s_A^2 é o componente da variância entre os grupos e s^2 é o componente da variância dentro dos grupos. Estes componentes são calculados a partir dos quadrados médios da ANOVA, sendo que o componente s^2 é simplesmente o quadrado médio dentro dos grupos (MS_w) e S_A^2 é:

$$S_A^2 = \frac{(MS_w - MS_B)}{n_0}$$

Sendo MS_B o quadrado médio entre os grupos e n_0 é igual o tamanho do grupo, que neste caso é dois uma vez que o grupo é formado por duas réplicas.

3. 5 Estimativa de matrizes de correlação e de variância/covariância

A partir das estimativas de repetibilidade, utilizei a média das medidas repetidas para cada espécime em todas as análises subsequentes deste estudo.

3.5.1 Controle para variação ontogenética, geográfica e dimorfismo sexual

Para obter as estimativas das matrizes de covariância ou correlação para cada táxon, controlei as fontes de variação que influenciam os dados e que não estão relacionadas

diretamente ao mapa fenotípico-genotípico (Wagner & Altenberg, 1996). Um exemplo simples de um fator de variação é o dimorfismo sexual quando presente. Por exemplo, ao estimar uma matriz fenotípica sem controlar o fator dimorfismo sexual, parte da covariância observada será devido a diferença nas médias dos caracteres entre os sexos e não diretamente a arquitetura genética subjacente. Em outras palavras, o padrão de variação fenotípica determinado pela arquitetura genética pode ser obscurecido pelas diferenças morfológicas entre sexos nas médias mesmo quando as relações entre caracteres são iguais em ambos os sexos.

Dessa forma variações ontogenéticas (classe etárias entre adultos), geográfica, dimorfismo sexual e a possível interação entre elas não são de interesse neste estudo e foram avaliadas por meio de testes de análise multivariada baseado na estatística lambda de Wilk's (MANOVA). Em todos os casos que as fontes de variação influenciassem significativamente os dados ($p < 0.05$), as matrizes de covariância foram estimadas usando a matriz residual de um modelo geral linear com as 35 medidas cranianas como variáveis dependentes e as fontes significativas de variação como variáveis independentes. Em resumo, a partir do resíduo deste modelo, obtive a estimativa das matrizes de covariância e de correlação (Tabela 3.4). Estes cálculos e todas as análises subsequentes neste estudo foram realizados através de rotinas desenvolvidas no ambiente de programação estatística R (R Development Core Team, 2010), salvo as exceções citadas no texto. As funções utilizadas aqui estão depositadas no "Repositório para funções do R do Laboratório de Evolução de Mamíferos" e podem ser visualizadas no endereço eletrônico [Github.com/lem-usp/Morphometrics](https://github.com/lem-usp/Morphometrics).

Tabela 3.4 -Fontes de variação controladas nos modelos lineares durante a estimativa das matrizes de correlação e covariância fenotípicas para cada as 39 espécies de roedores da subfamília Sigmodontinae contempladas neste estudo. Símbolo de adição indica que foi utilizado um modelo aditivo.

Espécie	FATORES	Espécie	FATORES
<i>Abrothrix jelskii</i>	Idade	<i>Oryzomys couesi</i>	Sexo+Idade
<i>Abrothrix longipilis</i>	Idade	<i>Sigmodontomys alfari</i>	-
<i>Aegialomys xantheolus</i>	Idade + Localidade	<i>Transandinomys talamancae</i>	Sexo + Idade + Localidade
<i>Akodon cursor</i>	Idade	<i>Zygodontomys brevicauda</i>	Sexo + Idade + Localidade
<i>Cerradomys langguthi</i>	Idade	<i>Auliscomys pictus</i>	Idade + Localidade
<i>Chelemys macronyx</i>	Idade + Localidade	<i>Calomys expulsus</i>	Idade
<i>Geoxus valdivianus</i>	Sexo + Idade + Localidade	<i>Graomys griseoflavus</i>	Sexo + Idade + Localidade
<i>Handleyomys alfaroi</i>	Sexo + Idade + Localidade	<i>Loxodontomys micropus</i>	Sexo + Idade
<i>Holochilus brasiliensis</i>	Idade	<i>Phyllotis darwini</i>	Sexo + Idade + Localidade
<i>Melanomys idoneus</i>	Idade + Localidade	<i>Sigmodon hispidus</i>	Sexo + Idade
<i>Microryzomys minutus</i>	Sexo + Idade	<i>Aepeomys lugens</i>	-
<i>Neacomys sp</i>	Idade	<i>Rhipidomys macconnelli</i>	Idade + Localidade
<i>Nectomys squamipes</i>	Idade	<i>Rhipidomys macrurus</i>	Idade
<i>Nephelomys devius</i>	Sexo + Idade	<i>Thomasomys aureus</i>	Sexo + Idade + Localidade
<i>Neusticomys monticolus</i>	-	<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	Sexo + Idade
<i>Oecomys bicolor</i>	Sexo + Idade + Localidade	<i>Chinchillula sahamae</i>	Sexo + Idade
<i>Oecomys roberti</i>	Idade + Localidade	<i>Delomys dorsalis</i>	-
<i>Oxymycterus angularis</i>	Idade	<i>Irenomys tarsalis</i>	Idade + Localidade
<i>Scapteromys tumidus</i>	Sexo + Idade	<i>Neotomys ebriosus</i>	Sexo + Idade
<i>Thaptomys nigrita</i>	Idade		

3.6 Comparação de padrões de correlação e covariância entre as matrizes

Afim de verificar o grau de similaridade entre as estruturas das matrizes estimadas, apliquei dois métodos para compará-las. Para as matrizes de correlação

empreguei o método da projeção de Krzanowski (ou KRZ; Blows *et al.*, 2004; Krzanowski, 1979; Marroig & Cheverud, 2010; Marroig *et al.*, 2011) que permite a comparação par a par das matrizes calculando os ângulos entre todos os pares de eixos ortogonais (componentes principais [CP's]) em um subespaço de dimensionalidade k . Essa técnica de comparação resulta em uma matriz de projeção, $\mathbf{S}$, baseada em um subespaço (k) que contém os primeiros 16 de 35 CP's extraídos do espaço dimensional total de cada matriz observada. Cabe frisar que k , corresponde a um máximo de $m/2 - 1$ vetores extraídos para cada matriz a ser comparada (para 35 distâncias, como neste estudo, $K = 16$). Dessa forma, o resultado sofrerá uma influência menor do erro amostral, uma vez que esse erro está geralmente concentrado nos últimos PCs (Marroig *et al.*, 2012). A equação abaixo descreve essa técnica:

$$\mathbf{S} = \mathbf{A}^T \mathbf{B} \mathbf{B}^T \mathbf{A},$$

onde $\mathbf{A}$ corresponde aos 16 primeiros CP's dispostos em coluna (norma = 1) e referentes à primeira matriz; $\mathbf{B}$ refere-se aos 16 primeiros CP's da segunda matriz e T representa a matriz transposta. A matriz $\mathbf{S}$ resultante representa os cossenos dos ângulos mínimos entre um grupo de vetores ortogonais arbitrários no subespaço da matriz $\mathbf{A}$ que mais se aproximam da direção de outro grupo de vetores ortogonais no subespaço da matriz $\mathbf{B}$. Sendo assim a matriz $\mathbf{S}$ é uma matriz de correlação na qual conhecemos a priori o traço que é igual ao número de dimensões ou posto da matriz. Dessa forma, a soma dos autovalores de $\mathbf{S}$ pode ser usada para determinar o índice de similaridade entre os dois subespaços que representam o par de matrizes de comparados (Blows *et al.*, 2004). Um valor próximo de 0 indica que os dois subespaços são dissimilares, e estarão se aproximando da ortogonalidade, enquanto um somatório de autovalores próximo de 16 (número total de

dimensões nos subespaços, $k=16$) indica que as duas matrizes originais compartilham a mesma orientação (Blows *et al.*, 2004). Para um resultado direto e simples de visualizar, irei apresentar o resultado final da projeção de Krzanowski seguindo o índice apresentado por Marroig *et al.*, 2010. Representado pela razão da soma dos autovalores da matriz **S** pelo valor máximo possível que corresponde ao número de dimensões sendo utilizadas para representar ambos os subespaços ($k=16$ neste estudo), este índice apresenta resultados potencialmente entre 0 (não há semelhança estrutural) e 1 (similaridade estrutural completa no subespaço dos 16 CP's).

Para comparar os padrões expressos pelas matrizes de covariância estimadas, por sua vez, empreguei o método de Adagas Casualizadas (*Random Skewers* ou RS; Cheverud, 1996; Cheverud & Marroig, 2007; Marroig & Cheverud, 2001). Basicamente, esse método consiste em simular a ação de seleção natural sobre um par de matrizes e comparar suas respostas; caso as respostas sejam suficientemente semelhantes, considera-se as matrizes também como semelhantes. Para simular a seleção, gerei 10.000 vetores aleatórios, cada um com o mesmo número de elementos das matrizes (ou seja, 35), extraídos de uma distribuição normal e normalizados para possuir comprimento total do vetor igual a 1; em outras palavras, cada um desses vetores é uma coluna com 35 números aleatoriamente gerados, sendo que a soma dos quadrados desses números é igual a 1. Multipliquei cada um dos dez mil vetores por cada matriz e, como cada vetor aplicado sobre as duas matrizes é igual, eventuais diferenças nos vetores-resposta resultantes serão devidas a diferenças nas matrizes. A média da correlação de vetores entre os vetores-resposta de cada matriz é, dessa forma, uma medida do grau de similaridade das matrizes (Oliveira *et al.*, 2009). Para

vetores com 35 elementos, valores menores que - 0.331 ou maiores que 0.331 são significativos 5% ($p < 0.05$), enquanto valores significativos a 1% são obtidos quando os resultados das comparações são menores que - 0.429 ou maiores que 0.429.

Esse método de comparação de matrizes é diretamente derivado da equação de resposta multivariada à seleção (Lande, 1979):

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

Em que $\boldsymbol{\beta}$ representa o vetor de seleção, $\mathbf{G}$ representa as relações entre caracteres e $\Delta \mathbf{z}$ representa a mudança (ou resposta) evolutiva nos caracteres em questão (Cheverud & Marroig, 2007). A média das correlações entre todos os pares de vetores $\Delta \mathbf{z}$ é então comparada a uma distribuição nula, gerada a partir de correlações entre vetores aleatórios. Contrasta-se a hipótese nula de que as matrizes não são similares (nesse caso, a média das correlações das respostas à seleção não é superior à 95% das correlações entre vetores aleatórios) com a hipótese alternativa de que os padrões expressos pelas duas matrizes são similares (e, portanto, a correlação média entre as respostas provenientes das duas matrizes será maior que 95% das correlações entre vetores aleatórios). As hipóteses nulas deste teste são formuladas de forma análoga portanto ao teste de Mantel, assumindo que as matrizes não são similares (Marroig & Cheverud, 2001).

O método de projeção de Krzanowski descrito acima também foi aplicado para comparar as matrizes de covariância. Os resultados de RS e a projeção KRZ são de fácil interpretação por apresentarem índices de similaridade (a correlação) entre quaisquer

pares de matrizes (Marroig *et al.*, 2011; para mais detalhes de resultados entre os dois métodos veja Marroig & Cheverud, 2010).

3.7 Detectando caracteres dissimilares e similares entre os padrões das matrizes de covariância

Até aqui vimos que os métodos de RS e KRZ são índices que informam a similaridade global da estrutura entre os pares de matrizes estimadas para os táxons de Sigmodontinae, porém nenhuma dessas técnicas é capaz de apontar onde estão, ou seja, em quais caracteres estão concentradas as diferenças e similaridades das matrizes avaliadas.

Para isso empreguei o método de Decomposição de Respostas à Seleção (SRD; Marroig *et al.*, 2011) uma ferramenta exploratória para detectar similaridades e diferenças entre as matrizes. O SRD é uma extensão do método RS uma vez que assim como no RS também são multiplicados 10.000 vetores de seleção aleatórios em cada matriz. Porém no SRD os vetores respostas ($\Delta\mathbf{z}$) obtidos são decompostos em seus subcomponentes de resposta direta (aqueles devido a seleção direta em um caráter) e indireta à seleção (aqueles devida à seleção atuando sobre os outros caracteres e a covariância destes com o caráter em questão). Tratamos, portanto esses subcomponentes como vetores relacionados especificamente com um determinado caráter. Em outras palavras, para cada caráter haverá um vetor caráter-específico resultante de cada vetor resposta ($\Delta\mathbf{z}$), ou seja, um total de 10.000 vetores caráter-específico por caráter.

Esses vetores caráter-específicos foram comparados entre os pares de matrizes por correlação de vetores, e assim, como cada vetor aplicado sobre as duas matrizes é o mesmo, qualquer diferença nas respostas deve ser reflexo de diferenças nas matrizes. A correlação média entre esses vetores é obtida repetindo-se o processo para cada um dos 10.000 vetores de seleção aleatórios, e a partir daí teremos os valores de SRD. Em seguida, cada caráter é comparado entre duas matrizes examinando a distribuição da correlação dos vetores de resposta. Caracteres semelhantes entre duas matrizes nas suas respostas à seleção direta e correlacionada irão apresentar valores médios de SRD altos, com uma pequena variância da distribuição. Em contraposição, caracteres dissimilares em suas respostas à seleção irão apresentar o inverso: valores médios baixos e com variância altas.

Com base nos resultados do SRD, utilizei uma razão para cada táxon e caráter, para apresentar quais os caracteres que mais divergiram entre todas as espécies e também para cada espécie. Nessa razão, o numerador será o número de vezes que uma determinada espécie diferiu significativamente em relação as demais para uma distância específica, e o denominador o número total de comparações de cada espécie em relação às outras.

3. 8 Repetibilidade das matrizes e ajuste das comparações

Ao compararmos duas matrizes a máxima correlação entre elas não é 1 como seria esperado, mas sim um valor inferior a isso. Isso acontece simplesmente por efeito de amostragem. Desta forma, a técnica de ajustar as matrizes de acordo com suas repetibilidades, nada mais é do que uma tentativa de remover este viés da amostragem no

cálculo das correlações entre matrizes. Em outras palavras, a repetibilidade é uma medida de confiança nas estimativas das matrizes com aquele tamanho amostral (Cheverud, 1995, 1996). Para se obter a correlação ajustada (r_{adj}) a partir do valor da correlação observada (r_{obs}) entre duas matrizes utilizei a fórmula proposta por Cheverud (1996),

$$r_{adj} = \frac{r_{obs}}{(t_1 t_2)^{1/2}}$$

Onde t_1 e t_2 são as repetibilidades das duas matrizes envolvidas na comparação. Estas repetibilidades foram calculadas utilizando-se um método de reamostragem com reposição dos resíduos dos modelos lineares de cada população (Marroig & Cheverud, 2001). Foram feitas 10000 reamostragens destes resíduos (para cada população) e a cada reamostragem uma nova matriz de covariância e correlação foram calculadas. Posteriormente, a similaridade destas matrizes foram determinadas através do método de RS e KRZ e a média entre as comparações das matrizes foi usado como valor de repetibilidade (t).

3. 9 Magnitude geral das correlações entre caracteres

A magnitude geral dos coeficientes de correlação foi avaliada de duas formas: pelo cálculo do coeficiente de determinação médio (r^2) da matriz de correlação e pelo coeficiente de variação dos autovalores (ICV), calculado utilizando-se a matriz de covariância.

O r^2 é uma medida geral da magnitude das correlações entre todos os caracteres e tem sido extensivamente utilizado em estudos de integração morfológica (Chernoff & Magwene, 1999; Cheverud *et al.*, 1989; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Sokal & Rohlf, 1995). Ele é calculado como sendo a média dos coeficientes de correlação elevados ao quadrado, e mostra o quão associados, no geral, estão os caracteres na matriz. Por ser obtido através das matrizes de correlação, este índice é independente de escala, de forma que pode ser utilizado para comparar a magnitude de integração morfológica entre populações diferentes em termos de escala, como os diferentes grupos de mamíferos (Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009).

Vale ressaltar, no entanto, que este índice se refere a uma propriedade geral das matrizes de correlação (nível geral de integração) e não possui conexão direta com o nível de integração dentro e entre os módulos fenotípicos de variação (nível modular de integração), os quais são explorados através do teste de hipótese de integração baseados no estado da arte sobre a função/desenvolvimento em mamíferos.

O coeficiente de variação dos autovalores (ICV; Shirai & Marroig, 2010) é obtido dividindo-se o desvio padrão dos autovalores ($\sigma_{(\lambda)}$) pela média dos autovalores (λ) de uma matriz. Assim como o r^2 ele também controla o efeito de escala entre as espécies, porém adequado para as matrizes de covariação que serão utilizados para os testes das consequências evolutivas (descrita no tópico 3.13). Usei este índice na comparação entre os sigmodontíneos e as outras ordens de mamíferos.

3. 10 Distancias filogenéticas e morfológicas

Com o objetivo de avaliar se os padrões de similaridade nas matrizes de correlação e covariância foram influenciados pela história evolutiva dos Sigmodontinae, construí uma matriz de distâncias filogenéticas entre os táxons. Essas distâncias foram extraídas da filogenia de Muroidea produzida recentemente por Schenk e colaboradores (Systematics Biology *in press*) com 74 espécies de roedores sigmodontíneos, baseada em quatro genes nucleares (BRCA1, GHR, IRPB, RAG1). Optei por usar essa hipótese filogenética por ser a mais completa para a subfamília atualmente; com o maior número de espécies e genes analisados conjuntamente. Mesmo baseada apenas em genes nucleares, os autores apresentam a concordância de seus resultados com outra recente superárvore de roedores (apresentada por Fabre *et al.*, 2012), construída principalmente a partir do gene mitocondrial citocromo *b*.

As distâncias filogenéticas extraídas para construção da matriz foram os comprimentos de ramos da árvore filogenética citada. Para converter a árvore em uma matriz de distâncias filogenéticas utilizei o pacote “ape” e a função *cophenetic.phylo* do ambiente de programação R, proposto por Vienne *et al.*, (2011). Em seguida, a matriz de distância filogenética foi correlacionada com as matrizes de covariância (RS e KRZ) e correlação (KRZ) dos padrões de similaridade estimadas, com significância estatística dada pelo teste de Mantel. O resultado da correlação entre as matrizes de similaridade e as matrizes de distâncias filogenéticas indica o quanto os padrões de integração morfológica craniana dos sigmodontíneos foram estruturados de acordo com a sua história filogenética.

Além das distâncias filogenéticas, calculei também a distância morfológica entre cada par de táxons avaliados. Dessa maneira, testei se a variação na estrutura de covariação e correlação entre as espécies de Sigmodontinae correspondeu às distâncias entre suas médias que corresponde a uma medida de diferenciação morfológica geral. Para o cálculo da matriz morfológica utilizei as distância de Mahalanobis (D^2):

$$D^2_{ij} = (\mu_i - \mu_j)W^{-1} (\mu_i - \mu_j)$$

onde μ_i e μ_j são os vetores de médias de cada caráter dos *taxa* comparados, $\mathbf{W}$ é a matriz de covariância ponderada pelo número de indivíduos de cada gênero entre todos os *taxa* em estudo, $^{-1}$ sobrescrito indica que foi usado a inversa da matriz $\mathbf{W}$ (Ackermann, 2002). A distância de Mahalanobis é uma estatística que mede a dissimilaridade morfológica considerando-se as variâncias e covariâncias entre os caracteres, e portanto, pode ser usada para calcular a distância morfológica entre quaisquer dois táxons (i e j). As matrizes de distância morfológica foram então comparadas com as matrizes de similaridade dos padrões de integração e de distâncias filogenéticas, usando correlações de matrizes e significância calculada pelo teste de Mantel. Cabe frisar que tanto a matriz de distância morfológica quanto a matriz de distância filogenética são expressas na forma de uma matriz de dissimilaridade. Portanto, ao compará-las com os padrões de integração (matrizes de similaridade), o sinal da correlação esperado é negativo, caso a filogenia estructure os padrões de integração morfológica dos sigmodontíneos.

3.11 Padrões de modularidade

Um próximo passo foi investigar a relação dos padrões de similaridade morfológica obtidos com as hipóteses de modularidade craniana, construídas com base nas relações de desenvolvimento e função compartilhadas entre os caracteres. Para isso, seguindo hipóteses já descritas para roedores (Porto *et al.*, 2009; 2013), utilizei matrizes teóricas construídas da seguinte maneira: quando dois caracteres pertenciam ao conjunto funcional e de desenvolvimento (isto é, aos módulos hipotetizados) em questão, o valor 1 era inserido na matriz teórica; caso contrário, o valor 0 era adicionado. Essas matrizes teóricas foram correlacionadas às matrizes de correlação observada para cada táxon, sendo que utilizei um teste de Mantel para verificar qual a probabilidade referente a cada comparação.

Uma outra abordagem para investigar a presença dos módulos foi avaliar o quanto a média dos caracteres supostamente integrados (avg+) é maior em relação a média daqueles não integrados (avg-) para cada uma das hipóteses de integração. A razão avg+/avg- mede a magnitude de integração entre os caracteres dos módulos hipotéticos em relação aos outros caracteres (fora desse módulo). Em outras palavras, é uma medida de distinção modular: se as correlações dentro de um módulo forem maiores (em média) que entre ou em outros módulos, essa razão será maior que 1; caso contrário, será menor que 1. Porém as matrizes residuais geralmente apresentam valores negativos para caracteres não integrados (avg-) e não permite o uso da razão de avg+/avg- como um índice de distinção modular. Dessa maneira, o índice de modularidade foi calculado como a diferença absoluta entre avg+ e

avg- e em seguida dividido pelo r^2 (índice de integração geral do crânio). Esse índice traz valores resultantes sempre positivos e permite a comparação entre os testes de modularidade com e sem tamanho.

Sobre as matrizes teóricas construídas, cabe frisar que são representações simples que reduzem a complexidade craniana a ausência (zero) ou completa (um) correlação entre os caracteres (Cheverud 1982; 1995). Dessa forma, não é esperada uma correlação de “1” entre todos os elementos do neurocrânio, por exemplo. A dependência completa desses caracteres não permitiria mudanças adaptativas dentro desse módulo e na prática indicaria que medidas diferentes se comportam com um único caráter. No entanto, essas hipótese simples permitem avaliar, em uma escala mais grosseira, se caracteres dentro de uma região possuem correlações mais altas entre si do que entre regiões, baseado na significância das correlações entre matrizes (Porto, 2009). Dessa forma, as correlações para os testes de modularidade foram consideradas significativas a 5 % e marginalmente significativas a 10%.

Um total de nove módulos hipotéticos foram utilizados. Cinco deles testam para a existência de subregiões funcionais no crânio: oral, zigomática, nasal, base e abóboda do crânio. Outras duas outras hipóteses avaliaram a presença de regiões de desenvolvimento: face e neurocrânio (Moore, 1981). Uma matriz teórica, denominada integração neuro-somática (Neuroface), associa todos os caracteres do neurocrânio e da face, e explora as relações de padrões de crescimento entre caracteres neurais que se desenvolvem mais cedo em contraste com os mais tardios (faciais). Por fim, testei a presença de integração total no crânio, combinando as cinco subregiões em apenas uma matriz hipotética.

3. 12 Influência do tamanho nos padrões de modularidade

Como dito na introdução variação de tamanho é um fator importante na determinação dos padrões de associação entre caracteres e pode potencialmente obscurecer padrões de integração modular subjacentes entre os caracteres (Klingenberg, 2009; Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2013). Desta forma, removi o efeito de tamanho alométrico nas matrizes de correlação a fim de testar a influência deste nos padrões de modularidade.

As matrizes de covariância sem tamanho foram calculadas removendo-se os efeitos das correlações e covariâncias da matriz original com tamanho geral (Marroig *et al.*, 2004; Shirai & Marroig, 2010). Para isso, um único autovetor relacionado a tamanho (V) foi obtido para cada matriz original utilizando-se rotinas implementadas no ambiente de programação R (R Development Core Team, 2010). Autovetores foram considerados relacionados a tamanho todas as vezes que uma correlação positiva e elevada foi encontrada entre os autovetores e um vetor isométrico (todos elementos iguais a $1/(35)^{0.5}$). A matriz residual foi então obtida através da seguinte equação:

$$R = P - V'V$$

Onde P é a matriz fenotípica original , V é o autovetor de tamanho e V' é este vetor transposto (Porto *et al.*, 2013).

As matrizes fenotípicas sem tamanho foram então comparadas às matrizes hipotéticas de módulos feitas com base em hipóteses de desenvolvimento e função da mesma forma que foi exposta no item anterior. Além disso, também analisei estas matrizes sem tamanho em relação a seus índices de modularidade como descrito acima.

3.13 Consequências evolutivas: flexibilidade e restrição

Utilizando o arcabouço teórico e matemático desenvolvido por Hansen e Houle (2008) e Marroig *et al.* (2009), investiguei a capacidade dos crânios dos táxons de Sigmodontinae em responder de forma alinhada às pressões da seleção. Essa técnica é semelhante ao método RS empregado para comparar as matrizes de covariância e tem como base a equação multivariada de resposta à seleção proposta por Lande (1979; $\Delta \mathbf{z} = \mathbf{G}\boldsymbol{\beta}$). Cada uma das matrizes fenotípicas de covariância (substitutas de $\mathbf{G}$ na equação de Lande) foram multiplicadas por 10.000 vetores aleatórios de seleção ($\boldsymbol{\beta}$). Cada vetor possui o mesmo número de elementos das matrizes (ou seja, 35) e foram extraídos de uma distribuição normal e normalizados (com comprimento total no valor de 1). A partir dos vetores respostas à seleção ($\Delta \mathbf{z}$), calculei dois índices: a flexibilidade e a restrição evolutiva para cada táxon analisado.

A flexibilidade evolutiva é uma medida do quanto uma população é capaz de responder na direção em que a seleção está operando (Marroig *et al.*, 2009). Este índice é definido matematicamente como a correlação (cosseno do ângulo) média entre os 10.000 vetores de seleção e as respostas de uma matriz de covariância a esses vetores, sendo

portanto uma medida de quão próxima a resposta é, em termos de direção, da seleção que a gerou. Na prática, quanto mais próximo de 1 mais alinhada com a pressão seletiva as respostas evolutivas da espécie em questão são (em média). Espécies com pouca flexibilidade evolutiva terão valores médios de flexibilidade baixos.

O índice de restrições foi calculado como a média entre os 10.000 vetores de resposta e o primeiro componente principal (CP) da matriz. O primeiro componente principal concentra, por definição, a maior parte da variação da matriz e, assim, pode ser estendido ao conceito de “linha de menor resistencia evolutiva” de Schutler (1996). Essa linha pode ser entendida como a direção em que a evolução é mais fácil de acontecer, mesmo que a seleção não atue exatamente nessa direção. Portanto, esse índice representa uma medida do quanto as restrições, embutidas no padrão e na magnitude das relações entre caracteres, podem enviesar a evolução craniana de cada população.

Considerando que a variação atribuída ao tamanho pode ser um importante fator que pode influenciar a evolução de qualquer caráter quantitativo, correlacionei a porcentagem relativa da variação explicada pelo componente principal identificado como tamanho (aquele com uma elevada correlação com um vetor isométrico) ao índice de integração morfológica (r^2) e aos índices de flexibilidade e restrição. Para esses resultados especificamente utilizei o programa Systat 11 (SSPS, Inc. 2004, Chicago, IL).

3. 14 Roedores sigmodontíneos no contexto dos demais mamíferos

A minha meta neste ponto é situar os roedores sigmodontíneos no contexto de alguns grupos de mamíferos estudados no Laboratório de Evolução de Mamíferos (USP), considerando dois aspectos relevantes: (1) as magnitudes de integração, e (2) suas consequências evolutivas.

Para isso, utilizei o conjunto de dados apresentado no manuscrito de Marroig *et al.*, (2009), que inclui 15 ordens de mamíferos (ver Tabela A.3 no Anexo 8.3). Considerando então os roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos, correlacionei o índice de integração morfológica entre os caracteres (r^2) com os índices de modularidade (avg+/avg-). Também correlacionei o índice ICV (de integração morfológica) com os índices de flexibilidade e restrição evolutivas. Para os demais mamíferos extraí o ICV de Porto *et al.*, (2013) e as demais variáveis de Marroig *et al.*, (2009). Utilizei Systat 11 (SSPS, Inc. 2004, Chicago, IL) para estas análises. Estes resultados serão apresentados graficamente, com os respectivos valores dos coeficientes de correlação as probabilidades de associação.

4. RESULTADOS

4.1 Normalidade e repetibilidade dos caracteres

Os resultados dessa etapa são importantes para avaliarmos o impacto do erro de mensuração dos espécimes antes de iniciarmos as análises. Dessa forma, eles serão discutidos nesta seção.

De maneira geral, os caracteres apresentaram distribuição normal para cada espécie avaliada, sendo que outliers relacionados a erros óbvios de mensuração foram devidamente excluídos. O Anexo 8.4, apresenta as médias, valores de desvio-padrão e coeficiente de variação para cada caráter por espécie. A repetibilidade das 35 medidas para cada um dos táxons variou entre 0.65 a 1, com média de 0.96, mediana 0.97 e desvio-padrão 0.04. Na Tabela 4.1 apresento os resultados para cada medida, os menores valores de repetibilidade que obtive correspondem a distância MTPNS. Valores mais baixos são esperados para medidas pequenas como MTPNS (média=0.84, desvio-padrão=0.07), uma vez que o erro, mesmo quando pequeno em escala absoluta, representa uma parte considerável da variação total. Igualmente, MTPNS também foi a medida que apresentou a menor repetibilidade em *Calomys callosus* (Garcia, 2010). Dessa maneira, o restante das análises foi realizado com base nas médias das distâncias entre as duas mensurações dado que o erro associado à determinação das distâncias em todos os gêneros não interferiu nas análises subsequentes.

Tabela 4.1- Valores de repetibilidade das distâncias cranianas para cada espécie, listadas em ordem alfabética. As médias, desvios padrões e o número de indivíduos medidos também estão disponibilizados.

Espécie / Distâncias	IS.PM	IS.NSL	IS.PNS	PM.ZS	PM.ZI	PM.MT	NSL.NA	NSL.ZS	NSL.ZI	NA.BR	NA.PNS	BR.PT	BR.APET	PT.APET	PT.BA	PT.EAM	PT.ZYGO	PT.TSP	ZS.ZI	ZI.MT	ZI.ZYGO	ZI.TSP	MT.PNS	PNS.APET	APET.BA	APET.TS	BA.EAM	EAM.ZYGO	ZYGO.TSP	LD.AS	BR.LD	OPI.LD	PT.AS	JP.AS	BA.OPI	Média	Mediana	σ	
<i>Abrothrix jelskii</i>	0.98	0.83	0.97	0.98	0.97	0.96	0.96	0.99	0.99	0.97	0.96	0.95	0.96	0.97	0.98	0.98	0.97	0.86	0.94	0.91	0.95	0.94	0.86	0.93	0.86	0.88	0.92	0.93	0.96	0.96	0.96	0.94	0.98	0.95	0.86	0.94	0.96	0.04	
<i>Abrothrix longipilis</i>	0.97	0.87	0.98	0.98	0.98	0.96	0.97	0.99	0.99	0.92	0.94	0.94	0.96	0.97	0.98	0.96	0.96	0.93	0.93	0.93	0.97	0.95	0.86	0.95	0.87	0.90	0.90	0.93	0.94	0.95	0.96	0.92	0.97	0.96	0.86	0.94	0.95	0.04	
<i>Aegialomys xanthaeolus</i>	0.98	0.97	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	1.00	1.00	0.99	0.97	0.95	0.98	0.99	1.00	0.99	0.99	0.96	0.95	0.97	0.96	0.98	0.94	0.98	0.96	0.95	0.99	0.98	0.97	0.98	0.97	0.98	0.99	0.94	0.85	0.97	0.98	0.03	
<i>Aepeomys lugens</i>	0.93	0.89	0.96	0.98	0.98	0.92	0.97	0.99	0.98	0.95	0.96	0.96	0.97	0.98	0.98	0.97	0.97	0.96	0.94	0.91	0.97	0.94	0.80	0.94	0.92	0.90	0.89	0.97	0.95	0.97	0.97	0.95	0.97	0.95	0.87	0.95	0.96	0.04	
<i>Akodon cursor</i>	0.97	0.85	0.97	0.98	0.98	0.93	0.96	0.99	0.99	0.97	0.94	0.96	0.95	0.96	0.97	0.97	0.97	0.89	0.96	0.94	0.94	0.96	0.71	0.95	0.88	0.89	0.95	0.97	0.96	0.95	0.95	0.91	0.94	0.96	0.90	0.94	0.96	0.05	
<i>Auliscomys pictus</i>	0.97	0.96	0.99	0.99	0.99	0.98	0.98	1.00	1.00	0.97	0.96	0.96	0.97	0.97	0.98	0.99	0.98	0.93	0.94	0.93	0.97	0.97	0.86	0.95	0.94	0.89	0.95	0.97	0.95	0.98	0.93	0.94	0.98	0.92	0.94	0.96	0.97	0.03	
<i>Calomys expulsus</i>	0.90	0.90	0.94	0.98	0.97	0.97	0.96	0.98	0.99	0.93	0.95	0.89	0.92	0.95	0.97	0.97	0.97	0.90	0.98	0.93	0.97	0.95	0.88	0.95	0.91	0.80	0.93	0.92	0.95	0.95	0.92	0.96	0.97	0.93	0.94	0.94	0.95	0.04	
<i>Cerradomys languthi</i>	0.98	0.94	0.98	0.98	0.98	0.96	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98	0.98	0.98	0.99	0.99	0.98	0.95	0.96	0.93	0.96	0.95	0.84	0.97	0.92	0.91	0.93	0.97	0.94	0.97	0.98	0.96	0.98	0.95	0.90	0.96	0.97	0.03		
<i>Chelemys macronyx</i>	0.96	0.92	0.97	0.98	0.99	0.97	0.98	0.99	0.99	0.96	0.93	0.98	0.96	0.97	0.98	0.98	0.98	0.97	0.96	0.96	0.95	0.98	0.86	0.96	0.91	0.94	0.93	0.94	0.94	0.97	0.97	0.95	0.97	0.95	0.93	0.96	0.96	0.03	
<i>Chinchillula sahamae</i>	0.98	0.97	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	1.00	1.00	0.99	0.97	0.97	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98	0.96	0.99	0.97	0.97	0.98	0.93	0.97	0.95	0.94	0.96	0.96	0.98	0.98	0.98	0.97	0.99	0.96	0.80	0.97	0.98	0.03	
<i>Delomys dorsalis</i>	0.95	0.98	0.97	0.96	0.97	0.96	0.97	0.99	0.99	0.97	0.97	0.91	0.93	0.96	0.98	0.97	0.94	0.93	0.93	0.92	0.91	0.97	0.71	0.95	0.94	0.92	0.95	0.88	0.95	0.87	0.93	0.95	0.98	0.85	0.92	0.94	0.95	0.05	
<i>Geoxus valdivianus</i>	0.96	0.93	0.97	0.98	0.98	0.96	0.97	0.98	0.99	0.96	0.95	0.94	0.97	0.97	0.97	0.96	0.97	0.95	0.94	0.96	0.96	0.98	0.85	0.91	0.89	0.89	0.94	0.93	0.97	0.97	0.98	0.95	0.96	0.96	0.90	0.95	0.96	0.03	
<i>Graomys griseoflavus</i>	0.97	0.97	0.98	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.97	0.98	0.97	0.99	0.99	0.99	0.98	0.97	0.93	0.98	0.97	0.97	0.98	0.87	0.98	0.94	0.94	0.96	0.94	0.97	0.98	0.97	0.98	0.98	0.97	0.88	0.97	0.98	0.03	
<i>Handleyomys alfaroi</i>	0.91	0.94	0.97	0.98	0.99	0.90	0.96	0.99	0.99	0.97	0.96	0.93	0.96	0.97	0.99	0.99	0.97	0.94	0.97	0.96	0.93	0.95	0.83	0.95	0.86	0.87	0.92	0.94	0.92	0.98	0.95	0.96	0.99	0.94	0.87	0.95	0.96	0.04	
<i>Holochilus brasiliensis</i>	0.98	0.97	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.99	0.98	0.99	0.98	0.99	0.98	0.98	0.98	0.99	0.97	0.96	0.97	0.87	0.97	0.94	0.97	0.94	0.97	0.95	0.98	0.98	0.96	0.99	0.98	0.79	0.97	0.98	0.04	
<i>Irenomys tarsalis</i>	0.97	0.93	0.97	0.99	0.99	0.97	0.99	0.99	1.00	0.97	0.97	0.95	0.98	0.99	0.98	0.98	0.99	0.97	0.97	0.98	0.94	0.98	0.94	0.95	0.87	0.88	0.93	0.96	0.98	0.96	0.96	0.91	0.97	0.90	0.83	0.96	0.97	0.04	
<i>Loxodontomys micropus</i>	0.94	0.92	0.97	0.98	0.99	0.96	0.98	0.99	1.00	0.96	0.96	0.94	0.98	0.98	0.99	0.97	0.93	0.96	0.95	0.97	0.96	0.98	0.90	0.94	0.93	0.95	0.95	0.93	0.98	0.93	0.95	0.96	0.96	0.85	0.96	0.96	0.03		
<i>Melanomys idoneus</i>	0.97	0.93	0.97	0.98	0.98	0.95	0.97	0.99	0.99	0.96	0.98	0.96	0.97	0.98	0.99	0.98	0.96	0.92	0.96	0.96	0.95	0.96	0.84	0.96	0.92	0.91	0.95	0.98	0.94	0.97	0.96	0.94	0.97	0.94	0.92	0.96	0.96	0.03	
<i>Microryzomys minutus</i>	0.96	0.92	0.97	0.98	0.98	0.93	0.97	0.99	0.99	0.95	0.97	0.94	0.96	0.97	0.99	0.95	0.96	0.88	0.93	0.94	0.96	0.94	0.78	0.93	0.94	0.89	0.93	0.96	0.90	0.97	0.96	0.95	0.96	0.94	0.88	0.94	0.95	0.04	
<i>Neacomys sp</i>	0.94	0.89	0.96	0.95	0.95	0.90	0.95	0.98	0.98	0.94	0.92	0.94	0.97	0.97	0.98	0.97	0.94	0.87	0.91	0.91	0.94	0.93	0.70	0.85	0.90	0.84	0.86	0.95	0.86	0.96	0.95	0.93	0.94	0.93	0.83	0.92	0.94	0.06	
<i>Nectomys squamipes</i>	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.99	0.99	0.98	0.98	0.98	0.98	0.99	0.92	0.99	0.96	0.92	0.97	0.98	0.98	0.97	0.98	0.98	1.00	0.97	0.91	0.98	0.98	0.02	
<i>Neotomys ebriosus</i>	0.96	0.94	0.97	0.98	0.99	0.97	0.99	1.00	0.99	0.97	0.90	0.96	0.98	0.97	0.98	0.96	0.96	0.92	0.99	0.96	0.97	0.96	0.93	0.95	0.96	0.96	0.94	0.98	0.97	0.96	0.98	0.95	0.97	0.96	0.86	0.96	0.96	0.03	
<i>Nephelomys devius</i>	0.97	0.94	0.99	0.99	0.99	0.97	0.98	1.00	0.99	0.98	0.98	0.94	0.98	0.98	0.99	0.98	0.98	0.94	0.97	0.97	0.99	0.99	0.85	0.95	0.94	0.94	0.94	0.99	0.97	0.97	0.97	0.97	0.98	0.96	0.88	0.97	0.97	0.03	
<i>Neusticomys monticolus</i>	0.96	0.88	0.97	0.98	0.97	0.91	0.99	0.99	0.98	0.98	0.96	0.95	0.92	0.95	0.99	0.98	0.96	0.94	0.94	0.98	0.87	0.98	0.71	0.98	0.97	0.90	0.90	0.97	0.97	0.96	0.99	0.94	0.98	0.93	0.96	0.95	0.96	0.05	
<i>Oecomys bicolor</i>	0.97	0.92	0.98	0.98	0.98	0.97	0.98	0.99	1.00	0.98	0.96	0.96	0.98	0.99	0.99	0.98	0.97	0.90	0.96	0.98	0.96	0.98	0.77	0.95	0.90	0.94	0.94	0.96	0.94	0.98	0.98	0.96	0.98	0.93	0.83	0.96	0.97	0.05	
<i>Oecomys roberti</i>	0.99	0.96	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.99	0.97	0.98	0.99	0.99	0.99	0.99	0.96	0.98	0.98	0.98	0.98	0.86	0.98	0.93	0.95	0.95	0.98	0.96	0.98	0.99	0.97	0.99	0.97	0.91	0.97	0.98	0.03	
<i>Oryzomys couesi</i>	0.95	0.92	0.98	0.99	0.99	0.97	0.99	1.00	1.00	0.98	0.98	0.96	0.97	0.98	0.99	0.99	0.98	0.93	0.98	0.96	0.97	0.97	0.65	0.96	0.95	0.87	0.95	0.97	0.95	0.97	0.95	0.97	0.95	0.96	0.89	0.96	0.97	0.06	
<i>Oxymycterus angularis</i>	0.95	0.85	0.97	0.99	0.99	0.97	0.98	0.99	0.99	0.97	0.96	0.96	0.98	0.98	0.98	0.98	0.96	0.91	0.96	0.97	0.95	0.96	0.78	0.98	0.94	0.87	0.95	0.97	0.94	0.96	0.97	0.96	0.98	0.97	0.88	0.95	0.97	0.04	
<i>Phyllotis darwini</i>	0.98	0.96	0.98	0.99	0.99	0.98	0.99	0.99	1.00	0.97	0.96	0.96	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98	0.94	0.98	0.97	0.95	0.98	0.92	0.97	0.97	0.90	0.97	0.97	0.97	0.97	0.97	0.97	0.94	0.97	0.95	0.94	0.97	0.97	0.02
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	0.98	0.90	0.98	0.99	0.99	0.96	0.97	0.99	0.99	0.94	0.96	0.96	0.97	0.97	0.99	0.98	0.97	0.91	0.96	0.95	0.95	0.96	0.83	0.93	0.90	0.86	0.93	0.95	0.96	0.96	0.96	0.97	0.95	0.98	0.90	0.85	0.95	0.96	0.04
<i>Rhipidomys macrurus</i>	0.95	0.91	0.96	0.98	0.98	0.96	0.98	0.99	0.99	0.97	0.96	0.96	0.96	0.98	0.99	0.97	0.97	0.93	0.97	0.93	0.94	0.96	0.87	0.96	0.94	0.89	0.95	0.96	0.97	0.96	0.95	0.93	0.98	0.94	0.84	0.95	0.96	0.03	
<i>Scapteromys tumidus</i>	0.97	0.93	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.97	0.98	0.99	0.98	0.99	0.99	0.99	0.97	0.98	0.98	0.96	0.99	0.86	0.97	0.94	0.95	0.96	0.97	0.98	0.96	0.99	0.98	0.99	0.96	0.85	0.97	0.98	0.03	
<i>Sigmodon hispidus</i>	0.98	0.95	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	1.00	1.00	0.98	0.98	0.96	0.98	0.98	0.99	0.97	0.96	0.95	0.98	0.97	0.97	0.96	0.89	0.97	0.96	0.93	0.92	0.96	0.95	0.97	0.98	0.98	0.96	0.96	0.93	0.97	0.97		

4. 2 Similaridade entre as matrizes de covariância e correlação

Os valores de repetibilidade das matrizes foram altos em todas as comparações de matrizes (valores destacados em negrito nas diagonais das Tabelas 4.2, 4.3 e 4.4), indicando que estas foram estimadas com elevada confiança. De maneira geral, as comparações entre as matrizes de covariância e as de correlação das espécies avaliadas foram altas indicando que existe um padrão de covariação/correlação comum entre roedores sigmodontíneos, sendo todas as correlações significativas ($p < 0.001$). As comparações observadas e ajustadas das matrizes de covariância, obtidas pelos métodos das *Adagas Aleatórias* (RS) e pela projeção de *Krzanowski* (KRZ), estão apresentadas nas Tabelas 4.2 e 4.3, respectivamente. Os padrões encontrados para as matrizes de correlação (método = Krzanowski) apresento na Tabela 4.4.

Mesmo com resultados muito semelhantes, as matrizes de covariância comparadas por RS apresentaram os maiores valores de similaridade média entre as espécies em relação aos resultados das comparações geradas por KRZ (Tabela 4.5). Considerando a média de todos os valores de similaridade para cada táxon, *Neusticomys monticolus* apresentou os valores mais baixos tanto para a comparação de matrizes gerada por KRZ quanto por RS (Figura 4.1, 4.2 e 4.3). Essa espécie teve a menor amostragem nas análises (12 indivíduos) o que pode ter contribuído para valores mais baixos de similaridade. Na Figura 4.4 apresento os resultados de regressão linear que mostra uma relação positiva entre o número de indivíduos e a similaridade média das espécies para matrizes de correlação e covariância ($p < 0.001$). Porém, cabe frisar que mesmo com um baixo numero

amostral, *N. monticolus* apresentou valores de correlação altos com as espécies nas comparações das matrizes.

Em relação as estimativas de repetibilidade, como supracitado, os valores obtidos foram elevados o que indica que elas foram geradas com confiança. As matrizes de covariância apresentaram maiores valores de repetibilidade que as matrizes de correlação. O menor valor de repetibilidade foi detectado novamente para espécie com menor número de indivíduos, *Neusticomys monticolus*, e o maior foi representado por *Nectomys squamipes* (Tabela 4.6). No geral, os valores de similaridade observados (isto é, não ajustados para repetibilidade das matrizes envolvidas) e os ajustados tiveram em média uma diferença pequena: 0.1 para as matrizes de correlação; de 0.04 e 0.05 para as matrizes de covariância de KRZ e RS, respectivamente (Figuras 4.1, 4.2 e 4.3).

Para as matrizes de covariância, os valores de similaridade foram altos em ambos os métodos (Tabela 4.2 e 4.3). Para as similaridades obtidas pelo método de KRZ o maior valor foi de 0.846 entre *Rhipidomys macconnelli* e *Neacomys* sp. e de 0.954 entre *Sigmodontomys alfari* e *Nectomys squamipes* para os valores obtidos por RS. Os menores valores de correlação são encontrados para os pares formados com *Neusticomys monticolus* (mínimo observado: 0.51 a máximo ajustado: 0.60), devido ao baixo tamanho amostral (como supracitado). Com a exclusão dessa espécie da amostra, o menor valor registrado passa a ser 0.664 entre *Neotomys ebriosus* e *Rhipidomys macrurus* para as comparações realizadas por RS; e para KRZ o menor valor passa a ser entre *Akodon cursor* e *Geoxus valdivianus* (0.654). Da mesma forma, os valores de similaridade obtidos para as matrizes de correlação foram também altas (Tabela 4.4). As espécies *Graomys griseoflavus* e *Neacomys* sp. apresentaram o maior valor (0.83); e o menor, 0.61, foi apresentado por *N. monticolus* e

Zygodontomys brevicauda. Dessa forma, no geral, esses resultados indicam uma estrutura de correlação e covariância similar entre os roedores da família Sigmodontinae.

Tabela 4.2 -Similaridade média obtida a partir das comparações entre as matrizes de covariância pelo método das adagas casualizadas (RS). A diagonal, em negrito, contém a repetibilidades das matrizes. Comparações não-corrigidas estão na metade superior, e as corrigidas, na inferior; todas elas são significativas considerando-se $p < 0,001$. Os táxons estão apresentados separados por tribos, sendo Ab= Abrotrichini; Ak= Akodontini; Ic= Ichthyomyini; Or= Oryzomyini; Ph= Phyllotini; Si= Sigmodontini; Th= Thomasomyini; W= Wiedomyini; Is= Incertae sedis

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Ab	1. <i>Abrothrix jelskii</i>	0.942	0.794	0.814	0.764	0.854	0.796	0.792	0.766	0.664	0.821	0.807	0.795	0.803	0.799	0.849	0.813	0.813	0.799	0.785	0.841	0.820	0.845	0.840	0.801	0.765	0.781	0.813	0.794	0.799	0.787	0.779	0.808	0.795	0.751	0.811	0.769	0.795	0.784	0.668
	2. <i>Abrothrix longipilis</i>	0.839	0.950	0.815	0.812	0.836	0.773	0.814	0.766	0.646	0.787	0.783	0.765	0.789	0.810	0.821	0.825	0.789	0.810	0.781	0.816	0.795	0.772	0.817	0.803	0.828	0.787	0.783	0.802	0.797	0.790	0.795	0.780	0.784	0.704	0.779	0.770	0.781	0.786	0.715
	3. <i>Chelemys macronyx</i>	0.866	0.863	0.939	0.745	0.819	0.799	0.820	0.821	0.632	0.796	0.798	0.786	0.796	0.804	0.817	0.824	0.786	0.817	0.794	0.811	0.802	0.817	0.830	0.824	0.812	0.770	0.802	0.812	0.835	0.828	0.755	0.832	0.776	0.748	0.768	0.797	0.824	0.805	0.704
	4. <i>Geoxus valdivianus</i>	0.806	0.853	0.788	0.954	0.772	0.744	0.746	0.728	0.604	0.748	0.713	0.732	0.755	0.759	0.778	0.794	0.723	0.765	0.710	0.754	0.721	0.770	0.752	0.786	0.772	0.736	0.788	0.819	0.763	0.775	0.749	0.741	0.710	0.658	0.749	0.740	0.747	0.761	0.675
Ak	5. <i>Akodon cursor</i>	0.916	0.893	0.880	0.823	0.922	0.838	0.802	0.835	0.702	0.840	0.833	0.805	0.787	0.856	0.842	0.865	0.851	0.846	0.834	0.844	0.829	0.846	0.849	0.820	0.785	0.811	0.844	0.850	0.847	0.797	0.802	0.831	0.841	0.743	0.836	0.787	0.801	0.790	0.731
	6. <i>Oxymycterus angularis</i>	0.850	0.822	0.854	0.789	0.905	0.931	0.805	0.767	0.663	0.869	0.808	0.765	0.795	0.824	0.818	0.818	0.822	0.834	0.852	0.819	0.828	0.841	0.826	0.806	0.788	0.813	0.843	0.866	0.864	0.842	0.795	0.838	0.831	0.748	0.824	0.802	0.823	0.802	0.777
	7. <i>Scapteromys tumidus</i>	0.840	0.860	0.870	0.787	0.860	0.859	0.944	0.765	0.684	0.808	0.771	0.855	0.801	0.778	0.822	0.802	0.795	0.807	0.834	0.830	0.833	0.799	0.849	0.794	0.830	0.758	0.777	0.811	0.790	0.795	0.783	0.805	0.793	0.702	0.772	0.793	0.793	0.800	0.718
	8. <i>Thaptomys nigrita</i>	0.813	0.809	0.872	0.768	0.896	0.818	0.811	0.942	0.609	0.785	0.785	0.806	0.756	0.792	0.793	0.839	0.818	0.819	0.803	0.788	0.790	0.818	0.804	0.782	0.769	0.753	0.807	0.772	0.797	0.758	0.744	0.787	0.786	0.756	0.772	0.739	0.782	0.784	0.676
Ic	9. <i>Neusticomys monticolus</i>	0.750	0.727	0.716	0.678	0.802	0.754	0.772	0.688	0.831	0.648	0.613	0.624	0.651	0.665	0.687	0.679	0.607	0.657	0.626	0.672	0.643	0.627	0.654	0.633	0.621	0.633	0.642	0.694	0.665	0.680	0.623	0.699	0.678	0.541	0.663	0.620	0.651	0.627	0.576
Or	10. <i>Aegialomys xantheraeolus</i>	0.867	0.828	0.842	0.785	0.897	0.923	0.852	0.829	0.729	0.952	0.835	0.832	0.827	0.834	0.854	0.833	0.861	0.856	0.863	0.883	0.899	0.885	0.865	0.850	0.850	0.824	0.856	0.849	0.859	0.859	0.780	0.835	0.884	0.805	0.832	0.803	0.829	0.793	0.737
	11. <i>Cerradomys langguthi</i>	0.856	0.826	0.848	0.752	0.893	0.862	0.817	0.833	0.692	0.880	0.944	0.799	0.830	0.812	0.815	0.826	0.822	0.843	0.862	0.860	0.832	0.849	0.863	0.778	0.803	0.760	0.803	0.802	0.805	0.798	0.751	0.802	0.848	0.808	0.815	0.783	0.827	0.743	0.710
	12. <i>Handleyomys alfaroi</i>	0.841	0.806	0.832	0.770	0.860	0.814	0.903	0.852	0.703	0.875	0.844	0.949	0.766	0.800	0.826	0.823	0.852	0.838	0.859	0.864	0.872	0.855	0.891	0.815	0.842	0.787	0.804	0.816	0.807	0.788	0.761	0.792	0.818	0.748	0.797	0.754	0.786	0.795	0.651
	13. <i>Holochilus brasiliensis</i>	0.861	0.842	0.855	0.804	0.853	0.857	0.858	0.810	0.743	0.882	0.889	0.818	0.924	0.787	0.803	0.817	0.772	0.822	0.804	0.843	0.793	0.811	0.811	0.801	0.768	0.753	0.794	0.806	0.811	0.824	0.732	0.821	0.799	0.752	0.764	0.798	0.835	0.802	0.741
	14. <i>Melanomys idoneus</i>	0.848	0.856	0.855	0.800	0.918	0.879	0.824	0.839	0.751	0.880	0.860	0.845	0.843	0.944	0.883	0.870	0.867	0.855	0.816	0.858	0.830	0.880	0.824	0.830	0.797	0.795	0.865	0.850	0.859	0.813	0.790	0.831	0.829	0.794	0.803	0.796	0.821	0.798	0.715
	15. <i>Microrizomys minutus</i>	0.896	0.863	0.864	0.816	0.898	0.868	0.867	0.837	0.772	0.897	0.859	0.868	0.856	0.931	0.953	0.865	0.841	0.837	0.823	0.842	0.834	0.854	0.840	0.831	0.837	0.789	0.879	0.858	0.847	0.836	0.817	0.868	0.833	0.762	0.819	0.776	0.802	0.838	0.713
	16. <i>Neacomys sp</i>	0.853	0.863	0.867	0.829	0.919	0.864	0.841	0.881	0.759	0.870	0.866	0.861	0.867	0.913	0.903	0.963	0.855	0.855	0.836	0.861	0.804	0.852	0.855	0.861	0.817	0.847	0.865	0.874	0.868	0.843	0.798	0.849	0.843	0.772	0.851	0.789	0.831	0.819	0.755
	17. <i>Nectomys squamipes</i>	0.850	0.822	0.824	0.752	0.901	0.865	0.831	0.856	0.676	0.896	0.860	0.888	0.816	0.907	0.875	0.885	0.969	0.863	0.835	0.863	0.881	0.918	0.858	0.862	0.810	0.766	0.843	0.845	0.842	0.799	0.739	0.802	0.863	0.777	0.795	0.800	0.808	0.799	0.663
	18. <i>Nephelomys devius</i>	0.843	0.851	0.863	0.802	0.903	0.885	0.851	0.864	0.738	0.899	0.888	0.880	0.876	0.901	0.878	0.892	0.898	0.954	0.878	0.863	0.837	0.878	0.878	0.843	0.822	0.798	0.841	0.839	0.864	0.827	0.778	0.852	0.874	0.829	0.824	0.839	0.858	0.826	0.721
	19. <i>Oecomys bicolor</i>	0.832	0.824	0.843	0.748	0.894	0.909	0.883	0.852	0.707	0.910	0.912	0.907	0.861	0.864	0.867	0.876	0.872	0.925	0.944	0.882	0.853	0.864	0.880	0.807	0.837	0.776	0.809	0.836	0.830	0.823	0.773	0.827	0.874	0.793	0.810	0.786	0.845	0.795	0.752
	20. <i>Oecomys roberti</i>	0.888	0.857	0.857	0.791	0.901	0.870	0.876	0.832	0.756	0.927	0.907	0.908	0.899	0.905	0.883	0.899	0.898	0.905	0.930	0.952	0.899	0.879	0.899	0.844	0.854	0.777	0.837	0.832	0.842	0.822	0.764	0.846	0.873	0.794	0.800	0.811	0.846	0.831	0.708
	21. <i>Oryzomys couesi</i>	0.865	0.834	0.846	0.756	0.883	0.878	0.877	0.832	0.722	0.943	0.876	0.916	0.844	0.874	0.874	0.839	0.916	0.877	0.898	0.943	0.956	0.879	0.906	0.838	0.849	0.794	0.812	0.811	0.834	0.803	0.753	0.817	0.846	0.785	0.802	0.791	0.808	0.766	0.697
	22. <i>Sigmodontomys alfari</i>	0.891	0.810	0.863	0.806	0.901	0.892	0.842	0.862	0.704	0.928	0.894	0.897	0.863	0.927	0.895	0.889	0.954	0.920	0.909	0.921	0.920	0.956	0.885	0.856	0.835	0.782	0.855	0.827	0.850	0.817	0.764	0.827	0.859	0.809	0.799	0.813	0.825	0.807	0.708
	23. <i>Transandinomys talamancae</i>	0.884	0.856	0.874	0.785	0.902	0.874	0.892	0.846	0.732	0.905	0.906	0.933	0.861	0.865	0.878	0.889	0.889	0.918	0.924	0.940	0.946	0.924	0.960	0.839	0.857	0.794	0.831	0.830	0.851	0.821	0.759	0.840	0.874	0.763	0.830	0.799	0.827	0.807	0.692
	24. <i>Zygodontomys brevicauda</i>	0.844	0.843	0.869	0.824	0.874	0.854	0.836	0.824	0.711	0.891	0.819	0.856	0.852	0.874	0.870	0.897	0.896	0.883	0.849	0.885	0.877	0.896	0.875	0.956	0.801	0.788	0.852	0.854	0.851	0.820	0.722	0.821	0.814	0.760	0.773	0.830	0.813	0.844	0.662
Ph	25. <i>Auliscomys pictus</i>	0.812	0.876	0.863	0.815	0.843	0.842	0.881	0.817																															

Tabela 4.3 - Similaridade média obtida a partir das comparações entre as matrizes de covariância pelo método de projeção de *Krzanowski* (KRZ). A diagonal, em negrito, contém a repetibilidades das matrizes. Comparações não-corrigidas estão na metade superior, e as corrigidas, na superior; todas elas são significativas (p < 0,001). Os táxons estão apresentados separados por tribos, sendo Ab= Abrotrichini; Ak= Akodontini; Ic= Ichthyomyini; Or= Oryzomyini; Ph= Phyllotini; Si= Sigmodontini; Th= Thomasomyini; W= Wiedomyini; Is= Incertae sedis.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Ab	1. <i>Abrothrix jelskii</i>	0.942	0.722	0.691	0.692	0.678	0.721	0.692	0.693	0.540	0.701	0.676	0.701	0.657	0.705	0.703	0.712	0.709	0.723	0.681	0.688	0.721	0.685	0.729	0.710	0.682	0.699	0.708	0.665	0.698	0.705	0.701	0.718	0.683	0.691	0.733	0.688	0.691	0.668	0.663
	2. <i>Abrothrix longipilis</i>	0.763	0.950	0.726	0.741	0.678	0.731	0.713	0.744	0.552	0.695	0.708	0.724	0.669	0.717	0.714	0.749	0.710	0.722	0.705	0.720	0.726	0.730	0.737	0.702	0.713	0.706	0.706	0.690	0.698	0.715	0.726	0.734	0.654	0.710	0.743	0.680	0.681	0.685	0.665
	3. <i>Chelemys macronyx</i>	0.735	0.769	0.939	0.717	0.664	0.701	0.706	0.689	0.554	0.723	0.685	0.729	0.682	0.706	0.691	0.720	0.707	0.717	0.697	0.688	0.728	0.729	0.705	0.692	0.723	0.702	0.727	0.713	0.691	0.710	0.732	0.734	0.671	0.714	0.683	0.705	0.684	0.681	0.666
	4. <i>Geoxus valdivianus</i>	0.730	0.779	0.758	0.954	0.613	0.696	0.701	0.723	0.578	0.712	0.701	0.714	0.694	0.700	0.716	0.741	0.686	0.715	0.733	0.703	0.706	0.720	0.705	0.685	0.706	0.708	0.699	0.700	0.688	0.751	0.707	0.747	0.638	0.724	0.714	0.701	0.659	0.692	0.651
Ak	5. <i>Akodon cursor</i>	0.728	0.724	0.714	0.654	0.922	0.693	0.650	0.695	0.556	0.693	0.694	0.685	0.637	0.683	0.718	0.699	0.681	0.651	0.669	0.709	0.708	0.682	0.698	0.644	0.662	0.647	0.696	0.669	0.642	0.654	0.681	0.684	0.669	0.654	0.664	0.661	0.659	0.650	0.691
	6. <i>Oxymycterus angularis</i>	0.771	0.778	0.749	0.739	0.748	0.931	0.713	0.718	0.580	0.722	0.698	0.718	0.661	0.706	0.725	0.721	0.717	0.720	0.727	0.719	0.742	0.716	0.745	0.714	0.671	0.681	0.697	0.676	0.688	0.706	0.738	0.732	0.703	0.670	0.727	0.655	0.693	0.674	0.655
	7. <i>Scapteromys tumidus</i>	0.734	0.753	0.750	0.739	0.697	0.761	0.944	0.713	0.581	0.698	0.687	0.691	0.676	0.715	0.719	0.749	0.696	0.720	0.693	0.721	0.716	0.729	0.724	0.688	0.699	0.685	0.670	0.715	0.681	0.728	0.726	0.728	0.665	0.703	0.718	0.689	0.667	0.655	0.658
	8. <i>Thaptomys nigrita</i>	0.736	0.786	0.733	0.763	0.746	0.767	0.756	0.942	0.550	0.721	0.732	0.749	0.683	0.691	0.721	0.759	0.739	0.715	0.738	0.727	0.725	0.744	0.712	0.696	0.707	0.691	0.732	0.700	0.690	0.699	0.723	0.748	0.671	0.721	0.739	0.695	0.710	0.689	0.688
Ic	9. <i>Neusticomys monticolus</i>	0.611	0.621	0.628	0.650	0.635	0.660	0.656	0.621	0.831	0.547	0.566	0.596	0.561	0.571	0.548	0.579	0.554	0.611	0.574	0.589	0.561	0.587	0.574	0.566	0.548	0.579	0.567	0.570	0.569	0.576	0.605	0.586	0.575	0.582	0.569	0.596	0.578	0.550	0.526
Or	10. <i>Aegialomys xantheolus</i>	0.740	0.731	0.765	0.747	0.740	0.767	0.736	0.761	0.616	0.952	0.695	0.729	0.695	0.727	0.744	0.728	0.759	0.734	0.735	0.715	0.752	0.752	0.720	0.723	0.731	0.693	0.766	0.727	0.695	0.714	0.714	0.738	0.686	0.747	0.715	0.706	0.721	0.671	0.696
	11. <i>Cerradomys langguthi</i>	0.717	0.747	0.727	0.738	0.744	0.744	0.727	0.775	0.640	0.733	0.944	0.732	0.708	0.698	0.727	0.756	0.729	0.715	0.727	0.739	0.713	0.718	0.728	0.726	0.697	0.690	0.729	0.720	0.712	0.680	0.708	0.744	0.681	0.729	0.721	0.717	0.695	0.700	0.670
	12. <i>Handleyomys alfaro</i>	0.741	0.762	0.772	0.750	0.732	0.764	0.730	0.792	0.671	0.767	0.773	0.949	0.706	0.700	0.714	0.763	0.742	0.746	0.752	0.740	0.721	0.740	0.734	0.722	0.715	0.719	0.742	0.724	0.716	0.699	0.762	0.737	0.655	0.730	0.726	0.734	0.705	0.703	0.687
	13. <i>Holochilus brasiliensis</i>	0.704	0.714	0.732	0.740	0.690	0.713	0.724	0.733	0.640	0.741	0.758	0.754	0.924	0.680	0.680	0.710	0.709	0.699	0.692	0.701	0.705	0.708	0.678	0.683	0.696	0.674	0.690	0.709	0.670	0.648	0.682	0.679	0.670	0.706	0.694	0.699	0.680	0.664	0.685
	14. <i>Melanomys idoneus</i>	0.748	0.757	0.750	0.738	0.733	0.753	0.757	0.733	0.645	0.767	0.740	0.740	0.728	0.944	0.725	0.725	0.704	0.739	0.682	0.729	0.724	0.728	0.732	0.716	0.701	0.694	0.697	0.712	0.680	0.695	0.733	0.707	0.712	0.698	0.693	0.683	0.709	0.665	0.679
	15. <i>Micromys minutus</i>	0.742	0.751	0.730	0.751	0.766	0.770	0.758	0.761	0.616	0.781	0.767	0.751	0.724	0.765	0.953	0.733	0.694	0.738	0.731	0.714	0.742	0.723	0.707	0.709	0.691	0.695	0.727	0.707	0.686	0.694	0.726	0.755	0.680	0.689	0.724	0.696	0.688	0.661	0.677
	16. <i>Neacomys sp</i>	0.748	0.783	0.757	0.773	0.742	0.762	0.786	0.797	0.647	0.760	0.792	0.798	0.753	0.761	0.765	0.963	0.751	0.764	0.770	0.763	0.748	0.742	0.745	0.757	0.722	0.719	0.769	0.729	0.727	0.715	0.737	0.806	0.684	0.718	0.775	0.754	0.713	0.712	0.695
	17. <i>Nectomys squamipes</i>	0.743	0.740	0.741	0.713	0.721	0.754	0.728	0.773	0.618	0.791	0.762	0.773	0.749	0.736	0.722	0.777	0.969	0.719	0.738	0.752	0.737	0.715	0.720	0.694	0.700	0.684	0.697	0.710	0.716	0.701	0.721	0.754	0.687	0.709	0.728	0.720	0.722	0.695	0.688
	18. <i>Nephelomys devius</i>	0.764	0.758	0.758	0.749	0.695	0.764	0.758	0.754	0.687	0.770	0.754	0.784	0.745	0.779	0.774	0.797	0.748	0.954	0.745	0.750	0.746	0.746	0.739	0.747	0.703	0.732	0.759	0.716	0.708	0.714	0.748	0.788	0.700	0.730	0.774	0.738	0.737	0.706	0.688
	19. <i>Oecomys bicolor</i>	0.722	0.744	0.740	0.772	0.717	0.776	0.734	0.782	0.648	0.775	0.770	0.795	0.740	0.723	0.770	0.808	0.771	0.785	0.944	0.759	0.735	0.729	0.724	0.720	0.699	0.699	0.748	0.682	0.698	0.680	0.718	0.736	0.695	0.727	0.762	0.697	0.697	0.680	0.674
	20. <i>Oecomys roberti</i>	0.726	0.757	0.728	0.738	0.756	0.763	0.761	0.768	0.662	0.751	0.779	0.778	0.747	0.768	0.750	0.797	0.782	0.787	0.800	0.952	0.744	0.774	0.745	0.711	0.733	0.685	0.732	0.721	0.708	0.710	0.756	0.728	0.681	0.738	0.743	0.708	0.695	0.684	0.691
	21. <i>Oryzomys couesi</i>	0.760	0.762	0.768	0.740	0.754	0.787	0.754	0.764	0.630	0.788	0.751	0.758	0.750	0.763	0.778	0.780	0.766	0.781	0.773	0.780	0.956	0.729	0.751	0.743	0.734	0.704	0.739	0.722	0.687	0.713	0.757	0.749	0.677	0.726	0.711	0.706	0.693	0.663	0.688
	22. <i>Sigmodontomys alfari</i>	0.722	0.767	0.770	0.754	0.727	0.759	0.768	0.784	0.659	0.788	0.755	0.777	0.754	0.767	0.757	0.774	0.743	0.781	0.767	0.811	0.763	0.956	0.741	0.698	0.717	0.683	0.727	0.725	0.699	0.715	0.750	0.734	0.694	0.740	0.728	0.714	0.708	0.707	0.707
	23. <i>Transandinomys talamancæ</i>	0.767	0.772	0.742	0.736	0.742	0.788	0.760	0.748	0.643	0.753	0.765	0.769	0.720	0.769	0.740	0.775	0.747	0.772	0.760	0.779	0.784	0.774	0.960	0.708	0.728	0.706	0.715	0.694	0.712	0.718	0.744	0.740	0.684	0.706	0.754	0.694	0.691	0.700	0.680
	24. <i>Zygodontomys brevicauda</i>	0.749	0.737	0.731	0.718	0.686	0.757	0.724	0.733	0.635	0.758	0.764	0.758	0.727	0.754	0.743	0.789	0.721	0.783	0.757	0.746	0.777	0.730	0.739	0.956	0.695	0.720	0.731	0.702	0.683	0.700	0.709	0.715	0.690	0.692	0.723	0.730	0.683	0.674	0.652
Ph	25. <i>Auliscomys pictus</i>	0.725	0.754	0.769	0.745	0.711	0.717	0.741	0.750	0.620	0.772	0.740	0.756	0.746	0.744	0.730	0.759	0.732	0.742																					

Tabela 4.4- Similaridade média obtida a partir das comparações entre as matrizes de correlação pelo método de projeção de *Krzanowski* (KRZ). A diagonal, em negrito, contém a repetibilidades das matrizes. Comparações não-corrigidas estão na metade superior, e as corrigidas, na superior; todas elas são significativas (p < 0,001). Os táxons estão apresentados separados por tribos, sendo Ab= Abrotrichini; Ak= Akodontini; Ic= Ichthyomyini; Or= Oryzomyini; Ph= Phyllotini; Si= Sigmodontini; Th= Thomasomyini; W= Wiedomyini; Is= Incertae sedis.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
Ab	1. <i>Abrothrix jelskii</i>	0.886	0.685	0.696	0.690	0.682	0.695	0.667	0.669	0.560	0.675	0.661	0.672	0.638	0.646	0.695	0.685	0.677	0.696	0.672	0.683	0.683	0.694	0.682	0.685	0.666	0.664	0.669	0.640	0.672	0.674	0.645	0.674	0.666	0.684	0.700	0.647	0.648	0.683	0.617	
	2. <i>Abrothrix longipilis</i>	0.757	0.926	0.710	0.734	0.665	0.718	0.698	0.695	0.548	0.701	0.696	0.698	0.664	0.686	0.701	0.749	0.669	0.695	0.679	0.704	0.697	0.699	0.684	0.698	0.694	0.701	0.716	0.705	0.678	0.698	0.679	0.708	0.664	0.683	0.721	0.670	0.676	0.684	0.660	
	3. <i>Chelemys macronyx</i>	0.781	0.780	0.895	0.725	0.671	0.679	0.702	0.678	0.568	0.716	0.686	0.720	0.654	0.681	0.675	0.713	0.683	0.716	0.706	0.685	0.685	0.704	0.695	0.695	0.699	0.682	0.708	0.688	0.685	0.703	0.677	0.677	0.686	0.686	0.687	0.669	0.671	0.692	0.682	0.671
	4. <i>Geoxus valdivianus</i>	0.756	0.787	0.790	0.940	0.643	0.667	0.679	0.662	0.692	0.711	0.580	0.682	0.716	0.695	0.661	0.691	0.727	0.737	0.669	0.690	0.669	0.674	0.683	0.706	0.695	0.664	0.707	0.669	0.678	0.692	0.678	0.692	0.678	0.699	0.654	0.692	0.701	0.668	0.640	0.694
Ak	5. <i>Akodon cursor</i>	0.789	0.752	0.771	0.721	0.846	0.669	0.643	0.677	0.568	0.676	0.682	0.671	0.637	0.656	0.698	0.696	0.678	0.632	0.675	0.680	0.687	0.698	0.669	0.633	0.641	0.649	0.685	0.664	0.659	0.651	0.631	0.657	0.680	0.651	0.661	0.649	0.654	0.670	0.686	
	6. <i>Oxymycterus angularis</i>	0.783	0.791	0.761	0.729	0.771	0.889	0.718	0.670	0.565	0.713	0.689	0.697	0.654	0.665	0.710	0.710	0.699	0.705	0.704	0.705	0.722	0.705	0.717	0.683	0.662	0.655	0.689	0.657	0.666	0.708	0.670	0.719	0.714	0.657	0.695	0.658	0.663	0.683	0.630	
	7. <i>Scapteromys tumidus</i>	0.752	0.770	0.787	0.757	0.742	0.808	0.888	0.698	0.579	0.692	0.675	0.704	0.659	0.686	0.694	0.724	0.700	0.699	0.683	0.726	0.705	0.722	0.702	0.688	0.696	0.682	0.699	0.691	0.672	0.712	0.679	0.694	0.665	0.691	0.679	0.686	0.659	0.678	0.654	
	8. <i>Thaptomys nigrita</i>	0.754	0.766	0.760	0.777	0.781	0.754	0.785	0.889	0.577	0.688	0.704	0.724	0.662	0.658	0.679	0.737	0.725	0.689	0.710	0.709	0.694	0.712	0.656	0.680	0.698	0.673	0.733	0.686	0.679	0.705	0.696	0.730	0.663	0.692	0.684	0.676	0.671	0.661		
Ic	9. <i>Neusticomys monticolus</i>	0.682	0.652	0.687	0.685	0.707	0.686	0.703	0.700	0.763	0.531	0.553	0.530	0.539	0.538	0.560	0.547	0.557	0.581	0.567	0.554	0.559	0.569	0.522	0.515	0.552	0.545	0.566	0.539	0.536	0.544	0.591	0.564	0.549	0.568	0.551	0.548	0.536	0.509	0.542	
Or	10. <i>Aegialomys xanthaeolus</i>	0.749	0.760	0.790	0.734	0.767	0.789	0.767	0.762	0.635	0.919	0.678	0.700	0.649	0.700	0.698	0.729	0.723	0.687	0.719	0.693	0.745	0.722	0.718	0.702	0.724	0.671	0.723	0.697	0.683	0.729	0.685	0.701	0.721	0.689	0.676	0.683	0.687	0.691	0.661	
	11. <i>Cerradomys langguthi</i>	0.750	0.771	0.773	0.788	0.791	0.779	0.765	0.797	0.675	0.755	0.878	0.686	0.689	0.665	0.702	0.727	0.675	0.719	0.698	0.688	0.678	0.697	0.678	0.695	0.695	0.662	0.712	0.696	0.675	0.673	0.667	0.691	0.693	0.686	0.707	0.669	0.673	0.667	0.658	
	12. <i>Handleyomys alfaroi</i>	0.753	0.765	0.802	0.756	0.769	0.779	0.788	0.809	0.640	0.770	0.771	0.900	0.664	0.673	0.701	0.738	0.711	0.692	0.725	0.720	0.707	0.725	0.710	0.704	0.717	0.668	0.723	0.712	0.701	0.676	0.682	0.666	0.658	0.651	0.681	0.662	0.714	0.680	0.676	
	13. <i>Holochilus brasiliensis</i>	0.727	0.740	0.741	0.732	0.743	0.745	0.751	0.754	0.662	0.726	0.789	0.752	0.868	0.647	0.645	0.680	0.674	0.676	0.681	0.699	0.658	0.715	0.634	0.655	0.693	0.661	0.656	0.680	0.650	0.651	0.637	0.659	0.648	0.662	0.681	0.656	0.672	0.677	0.664	
	14. <i>Melanomys idoneus</i>	0.716	0.743	0.751	0.743	0.743	0.735	0.759	0.728	0.642	0.761	0.740	0.740	0.724	0.920	0.710	0.702	0.670	0.683	0.648	0.691	0.693	0.688	0.658	0.678	0.675	0.666	0.694	0.688	0.681	0.673	0.676	0.641	0.697	0.654	0.691	0.648	0.692	0.650	0.656	
	15. <i>Microzomys minutus</i>	0.771	0.761	0.744	0.783	0.792	0.786	0.769	0.751	0.669	0.760	0.781	0.771	0.722	0.772	0.918	0.712	0.686	0.704	0.668	0.694	0.699	0.728	0.703	0.679	0.677	0.646	0.717	0.676	0.661	0.689	0.685	0.680	0.698	0.641	0.699	0.668	0.635	0.689	0.667	
	16. <i>Neacomys sp</i>	0.754	0.806	0.781	0.788	0.784	0.779	0.796	0.809	0.648	0.788	0.804	0.806	0.756	0.758	0.769	0.932	0.709	0.708	0.724	0.741	0.716	0.722	0.703	0.715	0.712	0.699	0.760	0.713	0.725	0.717	0.695	0.736	0.704	0.732	0.727	0.711	0.718	0.701	0.689	
	17. <i>Nectomys squamipes</i>	0.740	0.715	0.742	0.709	0.758	0.761	0.763	0.791	0.656	0.775	0.741	0.770	0.744	0.718	0.735	0.755	0.946	0.684	0.713	0.720	0.729	0.687	0.687	0.682	0.712	0.656	0.684	0.686	0.723	0.686	0.655	0.705	0.692	0.654	0.705	0.675	0.693	0.679	0.668	
	18. <i>Nephelomys devius</i>	0.768	0.750	0.786	0.738	0.713	0.776	0.770	0.759	0.690	0.745	0.796	0.757	0.754	0.740	0.763	0.761	0.730	0.928	0.720	0.682	0.694	0.725	0.707	0.714	0.693	0.711	0.716	0.671	0.681	0.712	0.680	0.713	0.725	0.699	0.734	0.684	0.703	0.699	0.637	
	19. <i>Oecomys bicolor</i>	0.759	0.750	0.793	0.733	0.781	0.794	0.771	0.800	0.690	0.798	0.793	0.813	0.777	0.719	0.741	0.797	0.780	0.795	0.884	0.709	0.711	0.693	0.726	0.687	0.705	0.660	0.715	0.679	0.675	0.680	0.663	0.678	0.702	0.683	0.701	0.676	0.712	0.674	0.666	
	20. <i>Oecomys roberti</i>	0.761	0.768	0.760	0.729	0.776	0.784	0.808	0.789	0.665	0.759	0.771	0.796	0.787	0.756	0.760	0.805	0.777	0.743	0.791	0.909	0.702	0.707	0.697	0.697	0.710	0.659	0.684	0.693	0.696	0.728	0.690	0.683	0.691	0.669	0.688	0.687	0.671	0.687	0.675	
	21. <i>Oryzomys couesi</i>	0.759	0.758	0.757	0.737	0.781	0.801	0.782	0.770	0.670	0.813	0.756	0.779	0.738	0.755	0.763	0.776	0.784	0.753	0.791	0.770	0.914	0.721	0.719	0.685	0.686	0.651	0.709	0.696	0.675	0.693	0.666	0.676	0.663	0.694	0.686	0.676	0.661	0.677	0.654	
	22. <i>Sigmodontomys alfari</i>	0.769	0.758	0.776	0.760	0.792	0.780	0.800	0.787	0.680	0.786	0.776	0.797	0.801	0.749	0.793	0.780	0.737	0.786	0.769	0.774	0.787	0.918	0.721	0.683	0.690	0.688	0.707	0.707	0.684	0.716	0.676	0.691	0.687	0.699	0.686	0.701	0.693	0.715	0.672	
	23. <i>Transandinomys talamancae</i>	0.753	0.739	0.763	0.744	0.756	0.790	0.774	0.723	0.621	0.779	0.752	0.779	0.708	0.714	0.763	0.757	0.734	0.763	0.802	0.760	0.782	0.782	0.925	0.705	0.674	0.643	0.693	0.661	0.672	0.694	0.680	0.668	0.703	0.656	0.709	0.647	0.685	0.706	0.637	
	24. <i>Zygodontomys brevicauda</i>	0.759	0.757	0.766	0.715	0.718	0.756	0.761	0.752	0.615	0.764	0.773	0.775	0.733	0.738	0.740	0.773	0.731	0.773	0.762	0.763	0.747	0.743	0.764	0.919	0.684	0.699	0.719	0.678	0.665	0.676	0.643	0.698	0.707	0.657	0.666	0.698	0.679	0.692	0.620	
Ph	25. <i>Auliscomys pictus</i>	0.746	0.760	0.779	0.768	0.734	0.740	0

Figura 4.1 - Similaridade media entre as espécies da subfamília Sigmodontinae, baseadas nas comparações de matrizes de covariância pelo métodos de KRZ. Gráfico a direita representa os valores observados e à direita os valores ajustados para as repetibilidades das matrizes. Valores entre parênteses correpondem ao número de espécimes que foram utilizados para as estimativas.

Figura 4.2- Similaridade média entre as espécies da subfamília Sigmodontinae, baseadas em comparações das matrizes de covariância pelo método RS. Gráfico à direita representa os valores observados e à esquerda os valores ajustados para as repetibilidades das matrizes. Valores entre parênteses correspondem ao número de espécimes que foram utilizados para as estimativas.

Figura 4.3- Similaridade media entre as espécies da subfamília Sigmodontinae, baseadas nas comparações de matrizes de correlação pelo métodos de KRZ. Gráfico a direita representa os valores observados e à direita os valores ajustados para as repetibilidades das matrizes. Valores entre parênteses correpondem ao número de espécimes que foram utilizados para as estimativas.

Figura 4.4 -Regressão linear entre o tamanho da amostra (logarítimo de N) e os valores de similaridade média das matrizes de correlação e covariância. Para a matriz de correlação $r^2= 0.52$, para as matrizes de covariância $r^2= 0.62$ (KRZ) e $r^2= 0.33$ (RS). Todas elas são significativas considerando-se $p < 0,001$.

Tabela 4.5- Estatística descritiva básica das matrizes obtidas por cada método tanto para as matrizes observadas quanto ajustadas.

Estatística básica	Similaridade das matrizes					
	Cor (KRZ)		Cov (KRZ)		Cov (RS)	
	observada	corrigida	observada	corrigida	observada	corrigida
Mínimo	0.509	0.675	0.526	0.666	0.541	0.605
Máximo	0.760	0.881	0.806	0.921	0.931	0.966
Média	0.678	0.794	0.700	0.810	0.798	0.847
Desvio padrão (σ)	0.037	0.033	0.040	0.036	0.056	0.053

Tabela 4.6- Estatística descritiva básica para os valores das repetibilidades das matrizes de correlação e covariância.

Repetibilidade das matrizes			
Estatística básica	Cor (KRZ)	Cov (KRZ)	Cov (RS)
Mínimo	0.716	0.736	0.836
Máximo	0.880	0.888	0.971
Média	0.853	0.863	0.941
Desvio padrão (σ)	0.025	0.023	0.022

4. 3 Caracteres dissimilares e similares entre os padrões das matrizes de covariância

A análise de SRD gerou 741 combinações par a par das matrizes de covariância. Os resultados apresentados pelos índices de SRD indicou um grupo de caracteres (medidas) que, entre as comparações par a par, são aqueles mais divergentes entre as espécies e também exibiu um outro grupo de caracteres que apresentaram-se pouco divergentes (Figura 4.5). Na Tabela 4.7 apresento o índice de divergência pra cada caráter avaliado entre as espécies. Note que o resultado é uma proporção para o caráter que indica quantas vezes ele apareceu como divergente nas análises de SRD; 0 significa não divergência do traço e 1 que ele é divergente em todas as comparações. Um grupo de seis caracteres variou entre os valores de 0.77 a 0.94: ZSZI, APETS, MTPNS, ZIZYGO, BAOPI, BRPT. Os resultados que informam o número de vezes que um caráter foi divergente em uma dada espécie (em relação a todas as outras) estão listados no Anexo 8.5.

Tabela 4.7– Índice de diferença no SRD para cada distância, resultado da comparação par a par para todas as espécies.

IS.PNS	PM.ZS	PM.ZI	NSL.ZS	NSL.ZI	PT.BA	PT.EAM	ZI.TSP	ZI.MT	NA.PNS	PT.APET	PT.AS
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01
PT.ZYGO	NSL.NA	IS.PM	PM.MT	IS.NSL	PNS.APET	APET.BA	BA.EAM	ZYGO.TSP	BR.APET	JP.AS	EAM.ZYGO
0.02	0.03	0.04	0.04	0.06	0.06	0.06	0.1	0.13	0.13	0.16	0.23
NA.BR	PT.TSP	OPI.LD	BR.LD	LD.AS	ZS.ZI	APET.TS	MT.PNS	ZI.ZYGO	BA.OPI.Z	BR.PT	
0.25	0.27	0.38	0.45	0.6	0.77	0.78	0.83	0.89	0.92	0.94

Figura 4.5- Plot entre o índice de divergência e as medidas cranianas. Note o destaque para um grupo de seis caracteres que apresentaram divergência em quase todas as comparações a par a par.

4.4 Magnitude geral da Integração

A magnitude geral da integração dos caracteres cranianos dos táxons avaliados, calculada a partir das matrizes de correlação (média do r^2), variou desde do mínimo de 0.08 (*Aepeomys lugens* e *Neotomys ebriosus*) ao máximo de 0.29 (*Nectomys squamipes*), com uma média de 0.15. A maior parte das espécies apresentou resultados concentrados em uma amplitude de 0.10 a 0.17 apenas *Sigmodontomys alfari*, *Zygodontomys brevicauda*,

Thomasomys aureus e *Nectomys squamipes* apresentando valores acima deste intervalo (>0.17). Apresento os resultados de r^2 para cada espécie, com os respectivos intervalos de confiança na Figura 4.6. Os valores de magnitude geral a partir das matrizes de covariância, ICV, variaram entre 1.92 a 3.83, com uma média de 2.76. A correlação desses dois índices foi de 0.93, ou seja, ambos são muito semelhantes e apresentam praticamente a mesma informação.

Figura 4.6—Índice de magnitude geral das correlações entre caracteres (r^2) para cada espécie com seus respectivos intervalos de confiança.

4. 5 Padrões de similaridade, distâncias morfológicas e filogenéticas

As similaridades das matrizes de correlação e covariância apresentaram correlação de fraca a moderada, mas significativa com a matriz de distância morfológica (Tabela 4.8). Em outras palavras, há uma relação que não é explicada pelo acaso apenas entre a evolução média dos caracteres e a evolução dos padrões de integração. Ao avaliar a relação dos padrões de similaridade detectados com a história evolutiva do grupos houve divergência nos resultados. Para as matrizes de similaridade baseadas na matrizes de correlação e de covariância produzidos por RS não houve associação significativa com as distâncias filogenéticas. Porém, as matrizes de similaridade baseadas na covariância produzidas pelo método de KRZ apresentaram uma correlação significativa (somante para valores ajustados). Observe, no entanto, que em todos os casos os valores das correlações são baixos variando entre 0.1 e 0.2 e indicando de forma condizente um fraca associação entre filogenia e similaridade dos padrões de integração. A matriz de distância morfológica mostrou uma associação significativa com a evolução dos padrões de integração (r^2) e não exibiu correlação significativa com a matriz de distância filogenética. Os resultados de cada correlação e os respectivos valores de significância estão listados na Tabela 4.8.

Tabela 4.8– Correlações par a par entre as seguintes matrizes, calculadas para as espécies da subfamília Sigmodontinae: similaridade nos padrões de covariação (RS e KRZ) e de correlação; distâncias morfológicas; distâncias filogenéticas; e diferenças par a par no índice de magnitude geral do crânio. Acima da diagonal estão as correlações entre os valores observados e abaixo para os ajustados das matrizes de similaridade. Negrito indica $p < 0.05$.

	Covariância (RS)	Covariância (KRZ)	Correlação (KRZ)	Morfológica	Filogenética	r^2
Covariância (RS)	1.00	0.62	0.71	-0.33	-0.16	-0.13
Covariância (KRZ)	0.45	1.00	0.86	-0.25	-0.17	0.08
Correlação (KRZ)	0.55	0.77	1.00	-0.24	-0.09	0.01
Morfológica	-0.34	-0.25	-0.22	1.00	0.16	0.26
Filogenética	-0.08	-0.04	0.07	0.16	1.00	0.04
r^2	-0.20	0.07	0.00	0.26	0.04	1.00

4. 6 Padrões de integração e modularidade

Nove hipóteses teóricas de modularidade foram testadas para cada espécie avaliada. Os resultados das associações entre as matrizes teóricas e observadas estão descritos na Tabela 4.9 para cada um dos táxons. Nela, os valores da razão de avg+/avg- (índice de distinção modular) apontam tanto as correlações significativas, em negrito, itálico e sublinhadas, quanto as correlações marginalmente significativas, essas últimas em negrito somente.

Entre as matrizes teóricas que representam as cinco subregiões cranianas, oral e nasal correlacionaram-se significativamente em quase todas as espécies, e apresentam-se como módulos distintos no crânio com altos valores no índice de modularidade (avg+/avg). Em média, essas correlações foram 70% (oral) e 100% (nasal) maiores dentro destes módulos do que fora deles. Os maiores valores para ambas as subregiões foram de

Neotomys ebriosus, 3.41 (oral) e 2.95 (nasal), e os menores valores de *Thomasomys aureus*, 1.39 para oral e 1.34 para nasal novamente. Nessas duas subregiões, apenas *Calomys expulsus* e *Wiedomys pyrrhorhinos* não apresentaram integração significativa. Para as outras três subregiões testadas, zigomática, base e abóbada, a última exibiu correlação marginalmente significativa para apenas uma espécie: *Neacomys* sp.

A matriz teórica total, aquela que testa a hipótese de que as cinco subregiões cranianas estão integradas simulatâneamente, e a matriz que testa a integração neurosomática (neuroface) obtiveram correlações positivas marginais e significativas para 27 espécies, ou seja, para acima de 2/3 da amostra total (Tabela 4.10). De forma similar, a integração da face foi detectada em aproximadamente 50% da amostra (20 espécies) e, em contrapartida, para a hipótese de integração neural não houve nenhuma associação significativa entre as 39 espécies avaliadas.

Em seguida, os resultados obtidos pelos índices de modularidade (razão avg+/avg-) foram correlacionados com os resultados do índice de integração geral dos crânios (r^2), e estão representados na Tabela 4.11. O índice de modularidade mostrou-se negativamente associado ao índice r^2 para as hipóteses de intergração oral, nasal e total. Isso significa dizer que quanto maiores as correlações em média de um táxon menos evidentes são os módulos (Figura 4.7).

Tabela 4.9– Índice de modularidade (razão entre a magnitude das correlação entre caracteres integrados, avg+, e não integrados, avg-) para cada hipótese teórica de integração. Valores em negrito e sublinhados indicam correlações significativas ($P < 0.05$) e em negrito indicam correlações marginalmente significativas ($0.05 < p > 0.1$) para os testes de Mantel de integração morfológica.

Tribos	Espécies / módulos	Oral	Nasal	Zigomática	Base	Abóbada	Total	Face	Neurocrânio	Neuroface
Abrothrichini	<i>Abrothrix_jelskii</i>	<u>1.47</u>	<u>1.91</u>	0.67	1.03	0.86	1.04	1.17	0.83	1.01
	<i>Abrothrix_longipilis</i>	<u>1.95</u>	<u>1.82</u>	0.89	0.92	0.74	1.09	1.48	0.78	<u>1.20</u>
	<i>Chelemys_macronyx</i>	<u>2.03</u>	<u>2.18</u>	0.87	1.18	0.78	<u>1.19</u>	<u>1.52</u>	0.79	<u>1.24</u>
	<i>Geoxus_valdivianus</i>	<u>1.79</u>	<u>2.44</u>	1.45	0.34	0.65	1.17	<u>2.05</u>	0.61	<u>1.44</u>
Akodontini	<i>Akodon_cursor</i>	<u>1.61</u>	<u>1.94</u>	0.82	0.91	1.06	<u>1.21</u>	<u>1.26</u>	1.01	<u>1.22</u>
	<i>Oxymycterus angularis</i>	<u>1.77</u>	<u>1.93</u>	0.79	0.47	0.99	1.15	1.21	0.84	1.05
	<i>Scapteromys_tumidus</i>	<u>2.12</u>	<u>2.50</u>	1.00	0.30	0.81	1.22	<u>1.72</u>	0.64	<u>1.24</u>
	<i>Thaptomys_nigrita</i>	<u>1.66</u>	<u>1.92</u>	0.59	0.96	0.98	1.12	1.15	0.94	<u>1.08</u>
Ichthyomyini	<i>Neusticomys_monticolus</i>	<u>1.96</u>	<u>2.16</u>	0.38	-0.12	1.11	1.11	1.01	0.89	0.93
Oryzomyini	<i>Aegialomys_xanthaeolus</i>	<u>1.75</u>	<u>2.01</u>	0.78	0.37	1.03	1.17	1.27	0.84	<u>1.09</u>
	<i>Cerradomys_langguthi</i>	1.46	1.63	0.87	0.88	1.09	<u>1.17</u>	1.19	0.94	1.11
	<i>Handleyomys_alfaroi</i>	<u>1.58</u>	<u>2.02</u>	0.60	0.77	1.13	<u>1.19</u>	1.10	0.91	1.02
	<i>Holochilus_brasiliensis</i>	2.09	1.86	1.20	0.47	0.74	1.16	<u>1.63</u>	0.63	<u>1.16</u>
	<i>Melanomys_idoneus</i>	1.60	<u>2.19</u>	0.83	0.57	1.07	<u>1.22</u>	1.43	0.84	1.21
	<i>Microryzomys_minutus</i>	<u>1.75</u>	<u>2.53</u>	0.70	0.72	0.86	1.15	1.38	0.79	<u>1.14</u>
	<i>Neacomys_sp</i>	<u>1.50</u>	<u>1.90</u>	0.68	0.36	1.37	<u>1.27</u>	1.07	1.08	<u>1.12</u>
	<i>Nectomys_squamipes</i>	<u>1.48</u>	<u>1.56</u>	0.97	0.55	0.99	<u>1.10</u>	<u>1.29</u>	0.83	<u>1.10</u>
	<i>Nephelomys_devius</i>	1.66	<u>2.09</u>	0.76	0.32	1.01	1.14	1.40	0.78	<u>1.14</u>
	<i>Oecomys_bicolor</i>	<u>2.04</u>	<u>1.96</u>	0.51	0.51	1.22	<u>1.26</u>	1.14	1.04	<u>1.15</u>
	<i>Oecomys_roberti</i>	<u>1.75</u>	<u>1.83</u>	0.58	0.76	1.06	1.15	1.20	0.91	1.10
	<i>Oryzomys_couesi</i>	1.55	<u>2.20</u>	0.71	0.58	0.77	1.01	1.37	0.73	1.08
	<i>Sigmodontomys_alfari</i>	<u>1.58</u>	<u>1.58</u>	0.57	0.94	0.05	<u>0.24</u>	0.48	0.29	<u>0.19</u>
	<i>Transandinomys_talamancae</i>	<u>1.97</u>	<u>1.81</u>	0.55	0.55	1.02	1.13	1.27	0.80	1.06
	<i>Zygodontomys_brevicauda</i>	<u>1.50</u>	<u>1.73</u>	0.98	0.55	0.92	1.09	<u>1.34</u>	0.79	<u>1.11</u>
Phyllotini	<i>Auliscomys_pictus</i>	<u>1.92</u>	<u>2.75</u>	0.77	0.77	1.01	<u>1.32</u>	1.44	0.83	<u>1.21</u>
	<i>Calomys_expulsus</i>	1.52	<u>1.94</u>	0.79	0.32	1.04	1.11	1.16	0.81	0.99
	<i>Graomys_griseoflavus</i>	1.39	<u>1.99</u>	0.83	0.71	0.92	1.08	1.27	0.88	<u>1.12</u>
	<i>Loxodontomys_micropus</i>	<u>1.78</u>	<u>2.35</u>	0.83	0.39	0.92	1.17	1.44	0.69	1.09
	<i>Phyllotis_darwini</i>	<u>1.92</u>	<u>2.06</u>	0.53	0.45	0.93	1.09	1.28	0.84	1.10
Sigmodontini	<i>Sigmodon_hispidus</i>	<u>2.14</u>	<u>2.37</u>	0.72	0.30	0.97	<u>1.23</u>	1.35	0.81	1.13
Thomasomyini	<i>Aepeomys_lugens</i>	<u>1.76</u>	<u>2.37</u>	0.83	0.99	1.12	<u>1.36</u>	1.18	0.93	1.10
	<i>Rhipidomys_macconnelli</i>	<u>1.75</u>	<u>2.24</u>	0.67	0.45	1.24	<u>1.30</u>	1.20	0.94	1.12
	<i>Rhipidomys_macrurus</i>	<u>1.78</u>	<u>1.61</u>	0.82	0.64	1.00	1.14	1.25	0.88	<u>1.11</u>
	<i>Thomasomys_aureus</i>	1.39	1.34	0.79	1.09	0.97	1.05	1.09	1.01	<u>1.08</u>
Wiedomyini	<i>Wiedomys_pyrrhorhinos</i>	1.26	1.54	0.86	0.33	1.30	<u>1.18</u>	1.02	0.98	1.00
Sigmodontinae incertae sedis	<i>Chinchillula_sahamae</i>	<u>1.91</u>	<u>1.82</u>	1.50	-0.08	0.91	<u>1.24</u>	<u>1.96</u>	0.67	<u>1.44</u>
	<i>Delomys_dorsalis</i>	<u>1.95</u>	<u>2.09</u>	0.77	0.18	0.96	1.16	1.33	0.76	1.07
	<i>Irenomys_tarsalis</i>	<u>1.88</u>	<u>2.40</u>	0.63	0.93	1.03	<u>1.26</u>	1.36	0.90	<u>1.21</u>
	<i>Neotomys_ebriosus</i>	<u>3.41</u>	<u>2.95</u>	0.61	0.31	0.81	<u>1.40</u>	<u>1.74</u>	0.57	1.18

Figura 4.7– Relação do índice de integração morfológica r^2 (logarítmo) com os índice de modularidade (razão avg+/avg-) correspondentes às hipóteses oral, nasal e total. A.jels = *Abrothrix jelskii*; A.long = *Abrothrix longipilis*; C.macr = *Chelemys macronyx*; G.vald = *Geoxus valdivianus*; A.curs = *Akodon cursor*; O.angu = *Oxymycterus angularis*; S.tumi = *Scapteromys tumidus*; T.nigr = *Thaptomys nigrita*; N.mont = *Neusticomys monticolus*; A.xant = *Aegialomys xanthaeolus*; C.lang = *Cerradomys langguthi*; H.alfa = *Handleyomys alfaroi*; H.bras = *Holochilus brasiliensis*; M.idon = *Melanomys idoneus*; M.minu = *Microryzomys minutus*; Nea.sp = *Neacomys sp.*; N.squa = *Nectomys squamipes*; N.devi = *Nephelomys devius*; O.bico = *Oecomys bicolor*; O.robe = *Oecomys roberti*; O.coue = *Oryzomys couesi*; S.alfa = *Sigmodontomys alfari*; T.tala = *Transandinomys talamancae*; Z.brev = *Zygodontomys brevicauda*; A.pict = *Auliscomys pictus*; C.expul = *Calomys expulsus*; G.gris = *Graomys griseoflavus*; L.micr = *Loxodontomys micropus*; P.darw = *Phyllotis darwini*; S.hisp = *Sigmodon hispidus*; A.luge = *Aepeomys lugens*; R.macc = *Rhipidomys macconnelli*; R.macr = *Rhipidomys macrurus*; T.aure = *Thomasomys aureus*; W.pyrr = *Wiedomys pyrrhorhinos*; C.saha = *Chinchillula sahamae*; D.dorsa = *Delomys dorsalis*; I.tars = *Irenomys tarsalis*; N.ebri = *Neotomys ebriosus*.

Tabela 4.10– Número de correlações significativas e marginalmente significativas entre as matrizes teóricas e as matrizes observadas com a variação de tamanho e sem variação de tamanho.

Matriz	Correlações / Módulos	Oral	Nasal	Zigomática	Base	Abóbada	Total	Face	Neurocrânio	Neuroface
matrizes com variação de tamanho (brutas)	p < 0.05	27	34	0	0	0	17	8	0	20
	0.05 < p > 0.1	10	5	0	0	1	10	12	0	7
	total	37	39	0	0	1	27	20	0	27
matrizes sem variação de tamanho (residuais)	p < 0.05	7	3	3	3	35	36	3	36	31
	0.05 < p > 0.1	2	0	10	4	1	3	0	2	3
	total	9	3	13	7	36	39	3	38	34

Tabela 4.11– Valores da relação do índice de integração morfológica (r) com os índices de modularidade. As probabilidades (p) para cada relação também estão apresentadas e marcadas em negrito quando p < 0.05.

Hipóteses	r	p
<i>Face</i>	-0.14	0.380
<i>Neurocrânio</i>	0.15	0.363
<i>Neuroface</i>	-0.07	0.659
<i>Oral</i>	-0.52	0.001
<i>Nasal</i>	-0.58	0.000
<i>Zigomática</i>	0.09	0.570
<i>Abóbada</i>	-0.10	0.539
<i>Base</i>	0.16	0.319
<i>Total</i>	-0.66	0.000

4. 7 Modularidade sem a variação relacionada ao tamanho

Outra questão avaliada aqui está relacionada à influência da variação de tamanho nos padrões de modularidade. Os resultados da correlação do vetor isométrico com o primeiro componente principal apresentaram altos valores (entre 0.7 a 0.89 e média de 0.81), indicando que o tamanho está concentrado no primeiro componente principal. As correlações entre os CP1 dos táxons avaliados apresentaram valores muito altos, o que indica que esse fator (tamanho) pode estar contribuindo de forma semelhante para todas as matrizes (Anexo 8.6). Dessa forma, as matrizes hipotéticas foram também correlacionadas com as matrizes residuais, ou seja, com as matrizes que tiveram o fator tamanho removido (relacionado ao primeiro componente principal, eixo que contém a maior variação quantitativa). Na Tabela 4.12, apresento os resultados dos testes de padrões de modularidade para essas matrizes e, para efeito de comparação, também para as de correlações brutas (observadas). Os resultados para as correlações significativas entre os módulos para as matrizes brutas são os mesmos supracitados, porém estão dispostos na Tabela 4.12 com o mesmo índice usado para as matrizes residuais. Dessa forma, apesar deste índice não indicar o nível de distinção modular como a razão $avg+/avg-$ (descrito em material e métodos), ele pode ser usado como parâmetro para comparação entre os resultados de padrões modulares de ambas as matrizes.

De uma maneira geral, a modularidade do crânio foi mais evidente em matrizes residuais em relação aos resultados obtidos a partir das matrizes brutas, com um maior número de módulos detectados e maiores valores no índice de modularidade. As matrizes

residuais exibiram correlações ao menos marginalmente ou significativas em todas as matrizes hipótéticas, enquanto para as matrizes brutas três delas, zigomática, base e neurocrânio, não apresentaram correlações com alguma significância. Na Tabela 4.10, listei o número de correlações totais, significativas ou marginalmente significativas para cada matriz. Note que o número de correlações significativas é bem maior para os testes com as matrizes residuais.

Nas matrizes brutas, 2/3 dos roedores sigmodontíneos mostraram correlações significativas com a matriz teórica total e com a neuroface. Uma vez que a variação relacionada ao tamanho foi removida essa relação se modificou e todas as espécies exibiram correlações significativas com a matriz teorica total. Para a neuroface, apenas cinco espécies não apresentaram suporte de correlação.

De maneira semelhante, a matriz de integração do neurocrânio mostrou resultados bem distintos quando correlacionada às matrizes brutas e às residuais. Enquanto com as matrizes brutas não houve correlação para nenhuma espécie, para os resultados obtidos a partir das matrizes residuais apenas para uma espécie não houve correlação com suporte estatístico: *Calomys expulsus*. Em contrapartida, a face, que mostrou correlações significativas para quase metade da amostra nas matrizes brutas, foi significativa apenas para três espécies nas matrizes residuais.

Entre as cinco matrizes teóricas que representam as subregiões funcionais do crânio, a remoção da variação do tamanho das matrizes empíricas apresentou uma modificação do padrão de correlações significativas para cada hipótese. Enquanto as subregiões oral e nasal apresentam correlações significativas para quase todas as espécies nas matrizes observadas, somente a abóbada apresentou esse padrão nas residuais. As subregiões zigomática e base

também exibiram algumas espécies com correlações significativas, antes ausentes nas matrizes observadas.

Entre todas as hipóteses teóricas, os índices de modularidade que apresentaram maiores valores, quando comparados entre matrizes observadas e residuais, foram a abóbada, a matriz de integração total e neurocrânio; principalmente entre as espécies com correlações significativas. Por outro lado, as matrizes teóricas das subregiões oral e nasal, apresentaram valores bem menores quando associadas as matrizes residuais dos táxons, ou seja, matrizes sem a variação de tamanho.

Tabela 4.12– Razão entre a diferença absoluta de avg+ e avg- e o r^2 (índice de magnitude geral do crânio) para cada hipótese teórica de integração. Os resultados estão apresentados para as correlações com as matrizes teóricas com e sem a variação de tamanho. Valores em negrito e sublinhados indicam correlações significativas ($P < 0.05$) e em negrito indicam correlações marginalmente significativas ($0.05 < p > 0.1$) para os testes de Mantel de integração morfológica.

Tribos	Espécies / módulos	Matrizes observadas com variação de tamanho									Matrizes residuais (sem variação de tamanho)								
		Oral	Nasal	Zigo	Base	Abóbada	Total	Face	Neuro	NF	Oral	Nasal	Zigo	Base	Abóbada	Total	Face	Neuro	NF
Abrothrichini	Abrothrix_jelskii	<u>0.95</u>	<u>1.82</u>	0.69	0.07	0.30	0.08	0.33	0.35	0.02	0.11	0.28	0.14	<u>0.86</u>	<u>0.35</u>	<u>0.37</u>	0.05	<u>0.33</u>	<u>0.19</u>
	Abrothrix_longipilis	<u>1.72</u>	<u>1.50</u>	0.21	0.15	0.51	0.16	<u>0.79</u>	0.42	0.35	0.16	0.17	0.08	0.44	<u>0.69</u>	<u>0.41</u>	0.35	<u>0.74</u>	<u>0.24</u>
	Chelemys_macronyx	<u>2.15</u>	<u>2.47</u>	0.29	0.38	0.49	<u>0.40</u>	<u>0.98</u>	0.49	<u>0.46</u>	0.46	0.26	<u>0.58</u>	<u>0.87</u>	<u>0.92</u>	<u>0.85</u>	0.02	<u>0.71</u>	<u>0.52</u>
	Geoxus_valdivianus	<u>1.31</u>	<u>2.37</u>	0.75	1.14	0.63	<u>0.29</u>	<u>1.38</u>	0.74	<u>0.61</u>	0.02	0.05	<u>0.74</u>	0.23	<u>0.74</u>	<u>0.59</u>	0.30	<u>0.71</u>	<u>0.26</u>
Akodontini	Akodon_cursor	<u>1.29</u>	<u>1.99</u>	0.39	0.19	0.13	<u>0.44</u>	<u>0.52</u>	0.01	<u>0.43</u>	<u>0.65</u>	0.02	0.22	<u>0.79</u>	<u>1.39</u>	<u>1.02</u>	0.04	<u>1.23</u>	<u>0.84</u>
	Oxymycterus_angularis	<u>1.42</u>	<u>1.74</u>	0.41	1.03	0.02	0.27	0.38	0.31	0.09	0.16	0.12	<u>0.47</u>	0.22	<u>0.86</u>	<u>0.64</u>	0.23	<u>0.72</u>	<u>0.32</u>
	Scapteromys_tumidus	<u>2.18</u>	<u>2.91</u>	0.00	1.43	0.39	<u>0.42</u>	<u>1.20</u>	0.80	<u>0.42</u>	<u>0.95</u>	0.48	<u>0.75</u>	0.12	<u>0.63</u>	<u>0.79</u>	0.17	<u>0.58</u>	<u>0.54</u>
	Thaptomys_nigrita	<u>1.44</u>	<u>2.00</u>	0.92	0.09	0.04	<u>0.26</u>	0.33	0.13	<u>0.17</u>	0.32	0.02	0.30	0.11	<u>0.64</u>	<u>0.51</u>	0.09	<u>0.43</u>	<u>0.38</u>
Ichthyomyini	Neusticomys_monticolus	<u>1.28</u>	<u>1.56</u>	0.88	1.58	0.16	0.15	0.01	0.16	0.10	0.15	<u>1.71</u>	0.06	0.54	0.29	<u>0.34</u>	0.17	<u>0.39</u>	0.14
Oryzomyini	Aegialomys_xanthaeolus	<u>1.41</u>	<u>1.91</u>	0.43	1.23	0.06	<u>0.32</u>	0.49	0.33	<u>0.17</u>	0.24	0.20	<u>0.55</u>	0.32	<u>0.40</u>	<u>0.41</u>	0.06	<u>0.42</u>	<u>0.25</u>
	Cerradomys_langguthi	<u>0.96</u>	<u>1.32</u>	0.28	0.26	0.19	<u>0.34</u>	0.38	0.14	<u>0.21</u>	<u>0.84</u>	0.30	0.34	<u>0.86</u>	<u>0.53</u>	<u>0.64</u>	0.19	<u>0.47</u>	<u>0.49</u>
	Handleyomys_alfaroi	<u>1.16</u>	<u>2.05</u>	0.83	0.48	0.27	<u>0.37</u>	0.21	0.19	0.04	<u>1.15</u>	<u>1.60</u>	0.12	<u>1.03</u>	0.24	<u>0.68</u>	<u>0.26</u>	<u>0.29</u>	<u>0.42</u>
	Holochilus_brasiliensis	<u>2.21</u>	<u>1.77</u>	0.42	1.12	0.55	<u>0.32</u>	<u>1.12</u>	0.85	<u>0.32</u>	0.16	0.72	<u>1.06</u>	0.19	<u>0.46</u>	<u>0.48</u>	0.08	<u>0.42</u>	0.23
	Melanomys_idoneus	<u>1.11</u>	<u>2.18</u>	0.33	0.82	0.13	<u>0.40</u>	<u>0.72</u>	0.32	<u>0.36</u>	0.37	0.05	0.20	<u>0.89</u>	<u>0.92</u>	<u>0.71</u>	0.08	<u>0.81</u>	<u>0.51</u>
	Microryzomys_minutus	<u>1.44</u>	<u>2.92</u>	0.61	0.55	0.28	<u>0.28</u>	<u>0.68</u>	0.44	<u>0.25</u>	0.16	0.48	0.36	0.23	<u>0.85</u>	<u>0.67</u>	0.18	<u>0.69</u>	<u>0.33</u>
	Neacomys_sp	<u>1.09</u>	<u>1.94</u>	0.71	1.41	<u>0.77</u>	<u>0.55</u>	0.15	0.17	<u>0.24</u>	0.34	0.03	0.37	0.03	<u>1.10</u>	<u>0.76</u>	0.17	<u>1.02</u>	<u>0.58</u>
	Nectomys_squamipes	<u>0.77</u>	<u>0.90</u>	0.04	0.74	0.02	<u>0.17</u>	<u>0.44</u>	0.29	<u>0.15</u>	<u>0.78</u>	0.10	0.15	0.08	<u>0.52</u>	<u>0.48</u>	0.04	<u>0.36</u>	<u>0.28</u>
	Nephelomys_devius	<u>1.21</u>	<u>1.99</u>	0.46	1.28	0.03	0.25	<u>0.67</u>	0.43	<u>0.25</u>	0.24	0.41	0.03	0.28	<u>0.70</u>	<u>0.50</u>	0.08	<u>0.66</u>	<u>0.40</u>
	Oecomys_bicolor	<u>2.21</u>	<u>2.07</u>	1.11	1.08	0.48	<u>0.55</u>	0.29	0.09	<u>0.30</u>	<u>0.88</u>	0.43	<u>0.50</u>	0.21	<u>1.29</u>	<u>1.02</u>	<u>0.36</u>	<u>0.97</u>	<u>0.98</u>
	Oecomys_roberti	<u>1.48</u>	<u>1.64</u>	0.85	0.49	0.12	<u>0.28</u>	0.38	0.17	<u>0.19</u>	0.18	0.09	0.13	<u>0.72</u>	<u>0.68</u>	<u>0.53</u>	0.02	<u>0.58</u>	<u>0.42</u>
	Oryzomys_couesi	<u>1.02</u>	<u>2.19</u>	0.55	0.79	0.45	0.01	<u>0.64</u>	0.54	0.14	0.12	0.43	0.04	0.17	0.22	<u>0.23</u>	0.11	<u>0.21</u>	<u>0.24</u>
	Sigmodontomys_alfari	<u>1.58</u>	<u>1.58</u>	0.57	0.94	0.05	<u>0.24</u>	<u>0.48</u>	0.29	<u>0.19</u>	<u>0.69</u>	0.24	0.27	0.25	<u>0.61</u>	<u>0.58</u>	0.01	<u>0.61</u>	<u>0.44</u>
	Transandinomys_talamancae	<u>1.86</u>	<u>1.59</u>	0.91	0.90	0.04	<u>0.25</u>	0.50	0.42	0.12	<u>0.90</u>	<u>0.76</u>	0.11	0.52	<u>0.43</u>	<u>0.57</u>	<u>0.35</u>	<u>0.35</u>	<u>0.54</u>
	Zygodontomys_brevicauda	<u>0.87</u>	<u>1.28</u>	0.04	0.80	0.14	0.16	<u>0.56</u>	0.39	<u>0.19</u>	0.29	0.21	<u>0.36</u>	0.07	<u>0.62</u>	<u>0.50</u>	0.17	<u>0.41</u>	<u>0.15</u>
Phyllotini	Auliscomys_pictus	<u>1.84</u>	<u>3.48</u>	0.49	0.48	0.02	<u>0.63</u>	<u>0.80</u>	0.37	<u>0.40</u>	0.29	0.35	<u>0.79</u>	0.80	<u>1.11</u>	<u>0.97</u>	0.19	<u>0.79</u>	<u>0.40</u>
	Calomys_expulsus	1.10	<u>1.97</u>	0.46	1.47	0.09	0.24	0.33	0.42	0.02	0.33	0.21	0.37	0.55	<u>0.45</u>	<u>0.33</u>	0.18	0.20	0.00
	Graomys_griseoflavus	<u>0.81</u>	<u>2.04</u>	0.36	0.61	0.18	0.17	<u>0.53</u>	0.27	<u>0.24</u>	0.19	0.41	0.27	0.35	<u>0.84</u>	<u>0.48</u>	0.29	<u>0.90</u>	<u>0.39</u>
	Loxodontomys_micropus	<u>1.37</u>	<u>2.35</u>	0.30	1.11	0.15	<u>0.29</u>	<u>0.71</u>	0.60	0.16	0.30	0.21	0.34	0.51	<u>0.75</u>	<u>0.60</u>	0.24	<u>0.54</u>	<u>0.19</u>
	Phyllotis_darwini	<u>1.88</u>	<u>2.19</u>	1.02	1.18	0.14	0.18	0.55	0.35	<u>0.20</u>	0.32	0.31	0.04	0.00	<u>0.86</u>	<u>0.48</u>	0.26	<u>0.87</u>	<u>0.40</u>
Sigmodontini	Sigmodon_hispidus	<u>2.50</u>	<u>3.02</u>	0.65	1.62	0.07	<u>0.50</u>	<u>0.72</u>	0.46	<u>0.27</u>	0.03	0.82	<u>0.72</u>	0.03	<u>0.84</u>	<u>0.54</u>	0.40	<u>0.89</u>	<u>0.30</u>
Thomasomyini	Aepeomys_lugens	<u>1.76</u>	<u>3.13</u>	0.41	0.03	0.29	<u>0.78</u>	0.40	0.16	0.22	1.04	1.21	1.07	0.26	<u>2.09</u>	<u>1.11</u>	0.92	<u>1.36</u>	0.21
	Rhipidomys_macconnelli	<u>1.60</u>	<u>2.62</u>	0.74	1.22	0.52	<u>0.62</u>	0.41	0.13	<u>0.25</u>	0.40	0.03	<u>0.66</u>	0.59	<u>1.84</u>	<u>1.07</u>	0.24	<u>1.01</u>	<u>0.52</u>
	Rhipidomys_macrurus	<u>1.47</u>	<u>1.17</u>	0.36	0.70	0.01	<u>0.26</u>	0.46	0.23	<u>0.21</u>	<u>0.87</u>	0.02	<u>0.42</u>	0.25	<u>0.58</u>	<u>0.59</u>	0.08	<u>0.48</u>	<u>0.40</u>
	Thomasomys_aureus	<u>0.69</u>	<u>0.60</u>	0.37	0.16	0.05	0.09	0.16	0.02	<u>0.14</u>	0.03	0.06	0.02	0.31	<u>0.50</u>	<u>0.33</u>	0.06	<u>0.45</u>	<u>0.36</u>
Wiedomyini	Wiedomys_pyrrhorhinos	0.62	<u>1.28</u>	0.34	1.62	0.70	<u>0.42</u>	0.06	0.05	0.01	0.14	0.08	0.18	0.14	<u>0.69</u>	<u>0.45</u>	0.35	<u>0.50</u>	0.07
Sigmodontinae incertae sedis	Chinchillula_sahamae	<u>1.48</u>	<u>1.36</u>	0.83	1.85	0.16	<u>0.39</u>	<u>1.27</u>	0.61	<u>0.61</u>	0.07	0.67	0.28	0.42	<u>1.13</u>	<u>0.57</u>	0.34	<u>0.91</u>	<u>0.36</u>
	Delomys_dorsalis	<u>1.98</u>	<u>2.29</u>	0.49	1.81	0.08	0.32	<u>0.65</u>	0.55	0.14	0.19	0.01	<u>0.64</u>	0.93	<u>0.98</u>	<u>0.61</u>	0.23	<u>0.58</u>	<u>0.22</u>
	Irenomys_tarsalis	<u>1.54</u>	<u>2.45</u>	0.67	0.12	0.05	<u>0.44</u>	0.59	0.19	<u>0.35</u>	0.40	0.43	0.17	0.03	<u>1.54</u>	<u>0.90</u>	0.25	<u>0.90</u>	<u>0.43</u>
	Neotomys_ebriosus	<u>4.02</u>	<u>3.37</u>	0.72	1.27	0.36	<u>0.67</u>	<u>1.11</u>	0.85	0.30	1.06	1.02	0.59	0.29	<u>1.05</u>	<u>0.38</u>	0.59	<u>0.56</u>	0.09

4. 8 Flexibilidade, restrição evolutivas e Integração morfológica (r^2)

De maneira geral, os táxons com valores baixos para o índice de integração geral no crânio (r^2) foram aqueles que apresentaram maiores flexibilidades e menores valores de restrições evolutivas. Nesse raciocínio, as espécies *Aepeomys lugens* e *Neotomys ebriosus* apresentam os maiores valores de flexibilidade e os menores para restrição, enquanto *Nectomys squamipes* exibiu o menor valor para flexibilidade evolutiva e o maior para a restrição. De fato, os roedores sigmodontíneos apresentaram uma forte correlação positiva do índice de r^2 com o índice de restrições e, inversamente, uma forte correlação negativa com o índice de flexibilidade, ambas as correlações sendo significativas (Figura 4.8).

Houve forte correlação positiva entre o índice de restrições e a quantidade de variação atribuída ao tamanho (porcentagem de variação explicada pelo CP1) das espécies. Da mesma forma, as espécies que possuem maior integração geral do crânio (r^2) estão associadas a valores mais altos de porcentagem do CP1. Inversamente, quanto menor a variação de tamanho presente no CP1 maior é a flexibilidade evolutiva do táxon (Figura 4.9). Apresento na Tabela 4.13, os valores de flexibilidade, restrição, integração morfológica geral dos caracteres e a porcentagem do CP1 para cada espécie.

Figura 4.8- Relação do índice de integração morfológica r^2 (logaritmo) com a flexibilidade evolutiva e o índice de restrições. Os valores da correlação (r) e as probabilidades (p) estão apresentados na parte superior do gráfico. Abreviações: idem figura 3.6

Figura 4.9- Relação entre a variação explicada pelo primeiro componente principal com: o índice de integração morfológica r^2 (logarítmo), a flexibilidade evolutiva e o índice de restrições. Os valores da correlação (r) e as probabilidades (p) estão apresentados na parte superior do gráfico. Abreviações: idem figura 3.6.

Tabela 4.13- Porcentagem de variação explicada pelo primeiro componente principal (PC1 - tamanho), valores de flexibilidade, índice de restrição e magnitude geral da integração dos sigmodontíneos.

Especies	PC1 (%)	Flexibilidade	Restrição	r ²
<i>Abrothrix jelskii</i>	49	0.41	0.79	0.17
<i>Abrothrix longipilis</i>	44	0.42	0.76	0.15
<i>Chelemys macronyx</i>	42	0.44	0.77	0.12
<i>Geoxus valdivianus</i>	44	0.41	0.76	0.16
<i>Akodon cursor</i>	42	0.43	0.75	0.14
<i>Oxymycterus angularis</i>	49	0.39	0.80	0.15
<i>Scapteromys tumidus</i>	38	0.42	0.68	0.10
<i>Thaptomys nigrita</i>	38	0.45	0.73	0.14
<i>Neusticomys monticolus</i>	39	0.37	0.66	0.15
<i>Aegialomys xantheolus</i>	52	0.39	0.83	0.16
<i>Cerradomys langguthi</i>	43	0.40	0.74	0.15
<i>Handleyomys alfaroi</i>	48	0.39	0.79	0.15
<i>Holochilus brasiliensis</i>	39	0.44	0.71	0.11
<i>Melanomys idoneus</i>	49	0.40	0.80	0.17
<i>Microryzomys minutus</i>	46	0.42	0.76	0.15
<i>Neacomys sp</i>	42	0.44	0.78	0.14
<i>Nectomys squamipes</i>	65	0.30	0.87	0.29
<i>Nephelomys devius</i>	45	0.41	0.75	0.15
<i>Oecomys bicolor</i>	41	0.42	0.75	0.12
<i>Oecomys roberti</i>	50	0.40	0.80	0.16
<i>Oryzomys couesi</i>	55	0.36	0.83	0.17
<i>Sigmodontomys alfari</i>	55	0.35	0.82	0.21
<i>Transandinomys talamancae</i>	49	0.39	0.80	0.15
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	61	0.34	0.87	0.23
<i>Auliscomys pictus</i>	40	0.46	0.74	0.10
<i>Calomys expulsus</i>	39	0.45	0.72	0.12
<i>Graomys griseoflavus</i>	49	0.41	0.80	0.15
<i>Loxodontomys micropus</i>	47	0.42	0.78	0.15
<i>Phyllotis darwini</i>	44	0.43	0.76	0.13
<i>Sigmodon hispidus</i>	40	0.44	0.74	0.10
<i>Aepeomys lugens</i>	29	0.51	0.63	0.08
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	43	0.43	0.76	0.11
<i>Rhipidomys macrurus</i>	49	0.39	0.80	0.17
<i>Thomasomys aureus</i>	61	0.34	0.86	0.25
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	34	0.49	0.69	0.10
<i>Chinchillula sahamae</i>	48	0.38	0.78	0.15
<i>Delomys dorsalis</i>	40	0.43	0.73	0.11
<i>Irenomys tarsalis</i>	49	0.38	0.78	0.15
<i>Neotomys ebriosus</i>	29	0.48	0.63	0.08

4. 9 Roedores sigmodontíneos no contexto de outros mamíferos

Apresento na Tabela 4.14, os valores dos resultados de estatística básica do índice geral de magnitude do crânio (r^2) e do ICV para os roedores sigmodontíneos e os grupos de mamíferos avaliados por Marroig *et al.*, (2009). Igualmente, na Tabela 4.15 (A, B e C) estão as estatísticas descritivas básicas destes grupos para: flexibilidades, restrições e variação do CP1 (em termos de porcentagem).

Para os mamíferos, o r^2 variou do valor mínimo de 0.049 (gênero: Homo) ao valor máximo de 0.44 (Peramelimorphia, Metatheria). Dentro dessa variação que os mamíferos apresentaram, os sigmodontíneos se distribuem próximos ao valor mínimo a 0.08 (para Aepeomys e Nectomys, como descrito nos resultados), porém a amplitude de variação ainda é bem menor quando comparada aos outros mamíferos, chegando ao máximo de 0.29.

Os valores de flexibilidade dos sigmodontíneos são muito similares quando comparados com os valores dos outros mamíferos (Tabela 4.15 A). Já a restrição, apesar das médias entre os roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos serem muito próximas (0.763 e 0.757, respectivamente), tem uma amplitude de variação entre o valor mínimo e máximo menor para os táxons avaliados neste estudo.

O índice de r^2 e ICV são fortemente correlacionados entre os sigmodontíneos como citei nos resultados de magnitude geral dos crânios, e da mesma forma, quando adicionamos os demais mamíferos na amostra de avaliação, essa correlação significativa se mantém (Figura 4.10). A partir dos resultados dessa semelhança, usarei o valores de r^2 (log) para fazer os testes de associação entre os demais mamíferos.

Os resultados de correlação entre a flexibilidade e a restrição evolutiva (Figura 4.11), assim como da flexibilidade com o r^2 (Figura 4.12) apresentaram uma correlação

negativa e significativa para todos os táxons. Além disso, os sigmodontíneos ocupam uma amplitude de distribuição de valores extensa semelhante ao mínimo e máximo exibido pelas 15 ordens de mamíferos. Para as restrições, as relações de correlação com o r^2 foram inversas (positivas), como o esperado, porém a distribuição dos sigmodontíneos está em uma amplitude menor no espaço gráfico. Houve uma distribuição de valores dos táxons mais próximos ao valor médio (Figura 4.13).

Para a variação explicada pelo primeiro componente principal, as correlações significativas com flexibilidade, restrição e r^2 entre os sigmodontíneos e os demais mamíferos estão listadas na Tabela 4.16. Em relação a distribuição dos valores de porcentagem desse componente entre os sigmodontíneos e os demais mamíferos, o valor mínimo da variação explicada pelo CP1 está em torno de 29% para *Aepeomys* e *Neotomys*, um valor próximo do mínimo exibido pelos mamíferos como um todo. Por outro lado, o valor máximo desses roedores atinge até 0.65 (65% para *Nectomys*), uma diferença de 0.20 de distância da extremidade máxima entre os mamíferos demais (Anexo 8.7 e Figura 4.14).

Tabela 4.14 Estatística descritiva básica para os valores o índice de integração geral (r^2) para os roedores sigmodontíneos avaliados neste estudo e para os demais mamíferos de Marroig *et al.*, (2009).

Grupos	Sigmodontinae		Mamíferos (Marroig <i>et al.</i> , 2009)	
Índices de Integração	r^2	ICV	r^2	ICV
Mínimo	0.08	1.92	0.049	1.574
Máximo	0.29	3.83	0.444	4.741
Média	0.147	2.756	0.173	2.912
Desvio padrão (σ)	0.043	0.404	0.114	1.003
Variância	0.002	0.163	0.013	1.006

Tabela 4.15- Estatística descritiva básica para os valores de flexibilidade evolutiva (A), o índice de restrições (B) e para a porcentagem de variação do CP1 (C) para os roedores sigmodontíneos avaliados neste estudo e para os demais mamíferos de Marroig *et al.*, (2009).

A

Grupos	Sigmodontinae	Mamíferos (Marroig <i>et al.</i> , 2009)
Índice	Flexibilidade	Flexibilidade
Mínimo	0.304	0.26
Máximo	0.51	0.578
Média	0.41	0.405
Desvio padrão (σ)	0.042	0.101
Variância	0.002	0.01

B

Grupos	Sigmodontinae	Mamíferos (Marroig <i>et al.</i> , 2009)
Índices	Restrição	Restrição
Mínimo	0.628	0.546
Máximo	0.869	0.928
Média	0.763	0.757
Desvio padrão (σ)	0.056	0.131
Variância	0.003	0.017

C

Grupos	Sigmodontinae	Mamíferos (Marroig <i>et al.</i> , 2009)
Índices	Variação no CP1	Variação no CP1
Mínimo	0.29	0.23
Máximo	0.646	0.804
Média	0.454	0.477
Desvio padrão (σ)	0.077	0.187
Variância	0.006	0.035

Figura 4.10– Relação entre o índice integração geral do crânio entre roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos, produzidos a partir das matriz de correlação (r^2 , em logarítmo) e pelas matrizes de covariância (ICV). Legenda: Sigmo. = Sigmodontinae; outros (mamíferos Marroig *et al.*,2009).

Figura 4.11– Relação entre a flexibilidade evolutiva e o índice de restrição entre roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos. Legenda: Sigmo. = Sigmodontinae; outros (mamíferos Marroig *et al.*, 2009). Abreviações: idem figura 3.6

Figura 4.12- Relação entre a flexibilidade evolutiva e o índice integração geral do crânio (r^2 , em logaritmo) entre roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos e pelas matrizes de covariância (ICV). Legenda: Sigmo. = Sigmodontinae; outros (mamíferos Marroig *et al.*, 2009). Abreviações: idem figura 3.6

Sigmodontíneos e demais mamíferos (Marroig <i>et al.</i> , 2009)				
	Flexibilidade	Restrição	ln r ²	CP1
Flexibilidade	1			
Restrição	-0.904	1		
r ²	-0.875	0.822	1	
CP1	-0.958	0.96	0.918	1

Figura 4.14- Relação entre a variação contida no primeiro componente principal e o índice integração geral do crânio (r^2 , em logarítmo) entre roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos. Legenda: Sigmo. = Sigmodontinae; outros (mamíferos Marroig *et al.*, 2009). Abreviações: idem figura 3.6

5. DISCUSSÃO

5.1 Similaridade das matrizes de correlação e covariância

As comparações entre as matrizes de covariância e de correlação apresentaram, no geral, valores de similaridade altos entre todos os táxons que representaram os roedores da subfamília Sigmondontinae. Os testes de comparação de matrizes, que compõem o objetivo central deste estudo, foram significativos e exibiram uma distribuição normal de valores de similaridade, com uma variância em torno da média muito pequena, confirmando a hipótese de que existe similaridade estrutural entre as matrizes das espécies de roedores sigmodontíneos. Dado o resultado geral de um padrão de similaridade estrutural comum entre as matrizes desses roedores, inicialmente, irei abordar a relação das amostras com as estimativas das matrizes e os resultados de similaridade entre elas obtidos aqui. Além disso, avaliei a influência dessa relação com os métodos utilizados para comparar as matrizes. Em seguida, discuto a distribuição de valores de similaridade encontrados entre os roedores sigmodontíneos avaliados, e dentro do contexto dos mamíferos.

Os menores valores de similaridade das matrizes de correlação e covariância encontrados, independente do método utilizado para a comparação, estiveram associados com a espécie que contém a menor amostra de indivíduos: *Neusticomys monticolus* (veja a Figura 4.4 em resultados). Nesse caso específico, esses valores não devem ser relacionados a uma maior divergência da espécie em relação a todas as outras comparadas, mas sim a um efeito relativo devido à uma amostra pequena. Devemos lembrar que ao amostrarmos uma

população não obtemos os verdadeiros parâmetros de seus valores, mas apenas as estimativas dessas quantidades. A aproximação dos valores das estimativas aos valores da população real depende de alguns fatores como tamanho da amostra, número de parâmetros considerados, precisão do dispositivo de medição, entre outros (Sokal & Rohlf, 1995). Dessa forma, qualquer matriz de correlação ou covariância obtida a partir da amostra de uma população será estimada com erro (Marroig *et al.*, 2012). Seguindo esse raciocínio ao estimarmos as matrizes, quanto menor for a razão entre o tamanho amostral e o número de caracteres medidos maior será o ruído (erro) contido nessa matriz ao representar uma população, assim como ocorreu para *Neusticomys monticolus*. Porém, cabe destacar que, mesmo com apenas 12 indivíduos, essa espécie revelou valores de correlação relativamente similares aos valores das outras espécies com tamanhos amostrais maiores (uma média de 53 indivíduos por espécie), concordando com o resultado geral de grande similaridade nos padrões de integração morfológica. Índices de similaridade e repetibilidade baixos, relacionados ao erro amostral causado por amostras pequenas também foram encontrados em outros grupos de mamíferos (e.g. Marroig & Cheverud, 2001, Oliveira *et al.*, 2009, Porto *et al.*, 2009).

Um outro ponto importante ao avaliar a comparação das matrizes estimadas no presente trabalho está relacionado ao fato de que elas não devem ser estritamente idênticas ou proporcionais umas as outras. Além de examinar atentamente o erro contido nas estimativas das matrizes baseadas em amostras das populações das espécies, devemos considerar que cada população é uma entidade única que carrega parte da diversidade genética da espécie em todos os *loci*. Assim, espera-se *a priori* que qualquer população com

reprodução sexual e recombinação irá ter uma matriz de covariância distinta e única. Em outras palavras, seria inverossímil que uma população de mamíferos tivesse exatamente a mesma estrutura de covariância (padrão e magnitude) quando comparada com qualquer outra população (Porto *et al.*, 2009). Portanto, uma vez que elas não são idênticas, a questão adequada e que conduz este estudo é: Quão similares são as estruturas de correlação e covariância entre os crânios dos roedores sigmodontíneos? Esta similaridade é suficiente para justificar em estudos futuros o uso destas matrizes em inferências sobre os processos evolutivos atuando na diversificação fenotípica craniana destes roedores? A partir dos resultados obtidos aqui é possível informar que elas tem estruturas semelhantes o suficiente para permitir a aplicação de modelos de genética quantitativa para interpretar a diversificação morfológica, sendo este um teste de um pressuposto fundamental para estudos futuros neste sentido.

Ao abordar essa questão, é importante compreender como avaliar o grau de similaridade exibido pelas matrizes das espécies de sigmodontíneos neste estudo. Em outras palavras, uma vez que as matrizes *a priori* não devem ser idênticas, como poderíamos avaliar os valores de similaridades apresentados nos resultados das comparações entre as matrizes? E, qual o nível de divergência estrutural nas matrizes seria tolerado para permitir que gradientes de seleção fossem reconstruídos com confiança? Essa última questão é um tema que tem sido debatido nas últimas décadas por muitos pesquisadores da área (e.g. Arnold & Phillips, 1999; Cheverud, 1988; Cheverud & Marroig, 2007; Marroig *et al.*, 2001; Prôa *et al.*, 2013; Steppan, 1997) e um consenso geral deixa claro que em resultados que apresentam similaridade moderada a elevada entre os grupos

analisados, o efeito da diferença entre os grupos (sua diversidade) é muito pequeno nas análises relacionadas a aplicabilidade dos modelos da genética quantitativa. Porém, ainda há uma certa influência da subjetividade para avaliar os valores das similaridades (correlações) apresentados nas comparações das matrizes (Marroig *et al.*, 2001). De certa forma, dado o erro presente nas estimativas das matrizes, como interpretar os valores apresentados quando essas são comparadas? Que valores podem ser considerados altos para esses resultados? Afinal uma correlação de 0.5 em média nas respostas a seleção entre duas matrizes pode ser significativamente diferente do esperado ao acaso, mas ao mesmo tempo é uma correlação apenas moderada indicando até certo ponto divergência estrutural entre as matrizes.

Para minimizar o efeito dessa subjetividade, após obter os resultados de similaridade das matrizes dos roedores sigmodontíneos, realizei uma análise de rarefação para estimar o impacto do erro amostral entre as matrizes de correlação e covariância. Nesta abordagem, selecionei a espécie com o maior número de indivíduos medidos, representada por 98 espécimes de *Neacomys* sp. A análise de rarefação envolve o cálculo de matrizes baseadas em reamostragens aleatórias a partir de uma amostra original (nesse caso, 98 indivíduos), sucessivamente, até os menores tamanhos de amostra possíveis. Cada uma destas matrizes reamostradas é então comparada com a original e uma correlação entre estas é obtida (utilizando seja o RS seja o Krz). Dessa maneira, obtive para cada tamanho amostral, um valor médio dessa correlação. Essa estimativa permite a compreensão da relação do tamanho da amostra com os valores de correlação, sendo portanto uma referência para avaliarmos os valores encontrados quando comparamos as

matrizes. Os valores abordados nesta análise são os observados (e não os ajustados) e a análise de rarefação pode funcionar também como a repetibilidade das matrizes já realizada aqui: um parâmetro para obter os valores corrigidos das similaridades entre as espécies. Porém, diferente da repetibilidade, a análise de rarefação produz correlações a partir de reamostragens da mesma população em diferentes tamanhos amostrais (de um número mínimo ao máximo de indivíduos em uma amostra).

Os resultados da análise de rarefação estão dispostos no Anexo 8.8, considerando-se todos os tamanhos amostrais possíveis. Observe que a média dos valores de correlação entre as matrizes estimadas com 50 indivíduos é muito similar a média da matriz contendo 98 indivíduos, tanto entre as comparações realizadas pela projeção KRZ (0.83 e 0.88, respectivamente) quanto para as produzidas por RS (0.94 e 0.96, respectivamente). Observe que esses resultados são muito semelhantes aos valores obtidos quando calculei a repetibilidade das matrizes para ambos os métodos citados (KRZ e RS, Tabelas 4.2 e 4.3), o que permite dizer, portanto, que as matrizes estimadas com um tamanho amostral em torno de 50 indivíduos por espécie são, no geral, boas representações dos padrões estruturais de cada espécie. A análise de rarefação realizada neste estudo reforça a existência de similaridade estrutural alta entre as matrizes fenotípicas dos roedores sigmodontíneos já que os valores observados se aproximam (embora não se igualem) aqueles obtidos na rarefação.

Uma outra informação relevante da análise de rarefação está demonstrada pela diferença entre esses valores médios de correlação exibidos entre os métodos de KRZ e RS. É possível observar que os valores obtidos das comparações por RS são mais elevados do

que os obtidos por KRZ (o RS apresenta-se em média 0.09 maior para as amostras de 50 e 98 indivíduos) e, esse mesmo padrão de diferença, foi apresentado pelos valores, em média, da repetibilidade das matrizes comparadas neste estudo. Uma pequena diferença (em torno de 0.1) dos valores de similaridades entre as matrizes comparadas por KRZ e RS também ocorreu. Além disso, quando comparamos a diferença entre os valores observados e os ajustados (corrigidos para a repetibilidade) nas matrizes de similaridade (Tabela 4.5), a correção desses valores para as matrizes comparadas por RS foram, em média, menores que aquelas comparadas por KRZ (0.064 e 0.15, respectivamente). Dessa forma, é plausível inferir que essa diferença de valores na similaridade das matrizes se deve, até certo ponto, às diferenças inerentes dos métodos utilizados e ao efeito do tamanho amostral. O método de comparação por RS já foi avaliado empiricamente com outros métodos conhecidos na literatura e demonstrou ser menos sensível a menores tamanhos amostrais (Cheverud & Marroig, 2007). Além disso, em comparações feitas entre as ordens de mamíferos e em macacos do novo mundo, a técnica de RS foi menos sensível aos tamanhos amostrais em relação ao método do teste de Mantel (Hubbe, 2013; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009). De fato, observei um menor valor de associação entre o tamanho da amostra e os valores de similaridade média obtidos neste estudo para as matrizes comparadas por RS do que a correlação de matrizes estimadas para cada espécie por KRZ (Figura 4.4). Ao excluir *Neusticomys monticolus* (por ser a menor amostra, n=12 e possivelmente causar um viés), essa correlação com a amostra não foi mais significativa RS ($r=0.14$, $p=0.37$ em valores observados) e, apesar de se manter para as matrizes de covariância comparadas por KRZ, deixou de ser significativa ($r=0.31$, $p=0.054$ em valores observados). Porém, a associação se

manteve significativa para as matrizes de correlação comparadas por KRZ ($r= 0.40$, $p=0.01$ em valores observados).

Outro fator que pode estar relacionado à diferença entre os resultados dos valores de similaridade obtidos entre os dois métodos está relacionado ao procedimento de análise utilizado pela projeção de Krzanowski (Krzanowski, 1979). A projeção de Krzanowski informa o valor de similaridade ao comparar os subespaços criados pelos componentes principais de duas matrizes. Como descrito nos métodos, a análise de Krzanowski considera apenas a metade (menos 1) inicial dos componentes principais totais referentes à matriz em questão. Isso minimiza a influência do erro associado à estimativa das matrizes, uma vez que este geralmente está concentrado nos últimos componentes principais. Todavia, para roedores sigmodontíneos, é possível que a maior parte da variação esteja concentrada em menos da metade desses 16 primeiros componentes principais. Dessa forma, um ruído ainda se faz presente no subespaço definido e comparado entre as matrizes, o que proporciona uma redução do valor de similaridade entre os pares de espécies. Essa avaliação pode ser observada nas representações gráficas contidas na Figura 5.1. Os gráficos foram elaborados considerando-se a matriz de covariância de *Nectomys squamipes*, mas o padrão pode ser considerado o mesmo para as demais espécies assim como para as matrizes de correlação. Observa-se que cerca de 90% da variação é explicada pelos oito a dez primeiro componentes principais, e após o décimo não existe mais informação confiável, seguindo o critério descrito em Marroig *et al.*, (2012) para achar o "noise floor" de uma distribuição de autovalores (Figura 5.1).

Figura 5.1 Exemplo da distribuição de autovalores e da variância na segunda derivada sequencial mostrando que usualmente em Sigmodontíneos cerca de 90% da variação é explicada pelos primeiros 8-10 CPS e que após o décimo CP usualmente não existe mais informação confiável nos autovetores subsequentes, indicado que o teto do ruído (“noise floor”) foi atingido.

Observei, até o momento, valores de repetibilidade e similaridade altos no geral, entre as matrizes dos roedores sigmodontíneos, e que as pequenas diferenças encontradas nos testes de comparação estão relacionados principalmente a fatores intrínsecos das técnicas e a influência do erro e tamanho amostral sobre a estimativa das matrizes, principalmente para as matrizes de correlação por KRZ. A distribuição de valores observados de similaridade média apresentados pelas espécies são moderados (0.5 a 0.6) a altos (> 0.7) e após o ajuste dado pela repetibilidade das matrizes todas as espécies apresentaram valores de similaridade altos (> 0.7), particularmente nas comparações via RS nas quais os valores (exceto para 4 espécies) encontram-se todos acima de 0.8. Mais

ainda, mesmo para comparação de matrizes de covariâncias usando RS a média global de todas as comparações foi de 0.798 o que é próximo dos resultados com um N=50 da análise de rarefação (0.94) e nos daria uma correlação ajustada média de cerca de 0.85. Ao excluir a amostra com menor número e observar as espécies com os valores de similaridades mais baixos como *Neotomys ebriosus*, nota-se que as diferenças de valores de similaridade são tão pequenas que geralmente são da ordem da segunda casa decimal. Em outras palavras, mesmo exibindo uma similaridade relativamente menor, essa espécie não desviou do padrão comum de covariância apresentado pelos outros roedores sigmodontíneos.

Os resultados de similaridade geral encontrados para os roedores sigmodontíneos era, até certo ponto, esperado qualitativamente uma vez que grupos de mamíferos mais diversos morfológicamente, como os Xenartha (tamanduás, preguiças e tatus), os macacos do novo e velho mundo, e até mesmo entre as ordens de mamíferos, apresentaram também similaridade compartilhada e relativamente alta nos padrões de covariância (Hubbe, 2013; Marroig *et al.*, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009,). No geral, os valores de similaridade média e de repetibilidade das matrizes podem ser considerados altos entre os roedores sigmodontíneos, resultado este encontrado também em outros grupos de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009) .

Existe pouca variação nos valores de similaridade das matrizes, particularmente naqueles ajustados para o erro de amostragem, para os roedores sigmodontíneos, com valores altos entre todas as espécies e pouca diferença entre eles. Isto fica claro quando calculamos o coeficiente de variação dos valores de similaridade ajustadas apresentados na tabela que variam em torno de 4 a 6%. O resultado de alta similaridade é também

semelhante ao que foi encontrado para os outros mamíferos citados. Contudo, esses valores ainda são menores do que os detectados para os marsupiais do novo mundo (Silva, 2010); grupo que apresentou matrizes de covariância e correlação mais similares entre os mamíferos. Nesse contexto, um ponto relevante é compreendermos como esses padrões são mantidos ao longo da evolução de um grupo. A similaridade nos padrões de covariância descritos aqui está de acordo com observações prévias de padrões compartilhados de desenvolvimento nos crânios dos mamíferos (Luo, 2011; Moore, 1981; Smith, 1997), e em tetrápodos (Helms *et al.*, 2005; Morris-Kay, 2001; Noden & Trainor, 2005; Tapadia *et al.*, 2005). Tal concordância pode ser evidência de que este padrão conservado das relações entre os caracteres é mantido por seleção estabilizadora interna (Cheverud, 1996; Marroig & Cheverud, 2001). Este padrão resulta da exigência de coesão estrutural dentro de um organismo, desta forma o desenvolvimento e a função do crânio são preservadas ao longo da diversificação das linhagens (Porto *et al.*, 2009). A idéia de que a seleção estabilizadora é a principal força que mantém a estase dos padrões de covariância entre as espécies foi reforçada por Jamniczky & Hallgrímsson (2009). Esses pesquisadores compararam a estrutura de covariância entre populações naturais de roedores muroideos e uma colônia de camundongos consanguíneos com pouca ou nenhuma variância genética e que sofreram mutações em genes de desenvolvimento. Enquanto as populações naturais apresentaram similaridade nos padrões de covariância, como obtivemos aqui, os roedores da colônia exibiram estruturas de covariância radicalmente diferentes. Em outras palavras, em populações que apresentam uma variância genética mínima ou quase inexistente cria-se uma condição na qual qualquer modificação de algum processo do desenvolvimento será suficiente para modificar a estrutura de covariação. Isso é, provavelmente, muito raro em

populações naturais o qual possuem variação genética muito maior relacionada aos processos de desenvolvimento que geram a estrutura de covariância, o que por sua vez age como um tampão contra estas mudanças observadas experimentalmente (Halgrímsson *et al.*, 2009).

Por fim, os valores de similaridade apresentados aqui são uma medida do quão semelhantes são duas matrizes de correlação e de covariância que resumem as relações par a par entre os táxons avaliados. Embora eles sejam bastante altos, mostram também que as matrizes não são idênticas. Uma questão pertinente após essa análise foi, portanto, compreender quais caracteres produziram as dissimilaridades entre as comparações par a par das espécies. Abaixo, discuto esses resultados.

5.2 Caracteres similares e dissimilares entre as matrizes de covariância

Observei que um grupo de seis caracteres cranianos foram os que mais divergiram nas comparações entre os pares de espécies. Três caracteres estão associados a região do neurocrânio: BR-PT (*bregma* e *ptérion*), BA-OPI (*básion* e *opístion*) e APET-TS (*região anterior petrosal do temporal* e *junção temporo-esfenoidal*). Destes, APET-TS e BA-OPI, estão associados a subregião da base craniana; enquanto BR-PT está associado a subregião da abóbada craniana. Os outros três caracteres entre os mais divergentes estão associados a região da face: ZS-ZI (*zigomaxilar superior* e *zigomaxilar inferior*), ZI-ZYGO (*zigomaxilar inferior* e *sutura zigo-temporal inferior*) e MT-PNS (*tuberosidade maxilar* e *espinho posterior*

nasal). Os marcadores ZS-ZI e MT-PNS a subregião oral e ZI-ZYGO está associados a subregião zigomática. Entre os marcadores mais divergentes, dois deles (ZS-ZI e ZI-ZYGO) apresentaram o valor do coeficiente de variação claramente maiores (em média duas vezes maiores) do que a média desse mesmo coeficiente para todas as variáveis em cada espécie. Essa variação pode explicar a identificação dessas duas variáveis nas análises de SRD (Anexo 8.4).

BR-PT foi o caráter que apresentou a maior porcentagem de divergência entre as espécies. O bregma (marcador BR) é posicionado na sutura fronto-parietal, e juntamente com o PT, compõe um dos marcadores mais importantes no que se refere à anatomia e funcionalidade cranianas. Por ser um marcador anatômico que se localiza em uma região de encontro de diversos ossos, o PT pode ser extremamente plástico dentro de uma espécie ou até mesmo dentro de uma única população de espécies. Esse padrão foi evidenciado por Porto, (2009) em crânios de *Homo sapiens*. Esse autor observou que nesse grupo, o PT pode apresentar até quatro padrões diferentes de posicionamento relativo dos ossos frontais, parietais, esfenoidais e temporais. No grupo dos roedores sigmodontíneos o PT é marcado na região de encontro dos ossos parietais, frontais e temporais. Uma possível plasticidade no desenvolvimento do caráter BR-PT poderia ser uma explicação da maior divergência observada entre esses roedores, como observado para *Homo* (Porto, 2009). Contudo, a medida apresentou uma variação baixa em torno da média (menor que 10%), enquanto *Homo* apresentou um coeficiente de variação em torno de 40% para essa variável. Um outro fator qualitativo que reforça este resultado do SRD é que duas variações do encontro das suturas frontoparietais e frontoescamosais entre gêneros da tribo Oryzomyini (onde é

marcado o PT) foram descritas por Weksler (2006; figura 14), indicando que duas formas para essa região pode ocorrer na referida tribo da subfamília e em gêneros diferentes.

O segundo caráter mais dissimilar nas comparações par a par foi o BA-OPI, que representa o comprimento da abertura do *foramem magnum*. Esse padrão de divergência no BA-OPI também foi revelado em estudos envolvendo outros taxa de mamíferos (Marroig *et al.*, 2011), como o roedor *Calomys callosus* (Garcia, 2010). Há evidências que relacionam o controle do desenvolvimento na região do basioccipital à genes associados ao desenvolvimento do esqueleto axial, em particular da articulação entre o crânio e o primeiro elemento deste esqueleto (Kessel *et al.*, 1990; Skuntz *et al.*, 2009). Dessa forma, é possível que esse caráter esteja mais geneticamente integrado ao esqueleto axial do que ao crânio propriamente dito e, dessa forma, apresentar-se mais dissimilar em relação a outros caracteres cranianos. Outra possibilidade é que a base desenvolve primeiro como suporte ao resto do crânio e com as modificações subsequentes no desenvolvimento da face e da abóboda, como no modelo do Palimpsesto (Hallgrímsson *et al.*, 2009), o sinal de modularidade da base desaparece devido a sobreposição de modificações subsequentes tanto espacialmente como temporalmente.

Em relação a medida APET-TS, o APET se relaciona ao osso petrosal, que está localizado próximo aos órgãos da audição e do equilíbrio, e esse marcador ocorre entre os ossos basiesfenóide e basioccipital. O TS por sua vez está relacionado à sutura temporo-esfenoidal. O desenvolvimento e a expansão da bula timpânica pode apresentar variação entre espécies de sigmodontíneos de acordo com sua distribuição geográfica ou de hábitat (Abdala & Díaz, 2000). De maneira geral, mamíferos que habitam ambientes secos possuem

bulas maiores, em comparação aos que se distribuem em áreas húmidas (Vaughan *et al.*, 2000). Além disso, a audição e olfato estão entre os sentidos mais importantes para os sigmodontíneos, uma vez que sinais químicos e auditivos são muito usados para a comunicação (Nowak, 1999; Poor, 2005). Estas particularidades funcionais e anatômicas discutidas acima poderiam influenciar a orientação das suturas relacionadas à esses marcadores indicando uma maior divergência entre as espécies. Infelizmente não foi possível compilar dados de distribuição e hábitat para todas as espécies da amostra, mas uma possível abordagem futura, caso esta informação esteja disponível na literatura, seria prever a priori dado a distribuição e hábitat das espécies se certos aspectos funcionais/anatômicos estariam relacionados a mudanças nos padrões de integração.

Os marcadores relacionados ao arco zigomático (ZS-ZI e ZI-ZYGO) também apresentaram variação evidente entre as espécies em termos das suas associações com os outros caracteres do crânio. Estes marcadores estão relacionados ao osso jugal, tanto anteriormente na região da maxila quanto posteriormente na região do temporal. Esse resultado de dissimilaridade dessas duas medidas pode ser devido, ao menos parcialmente, a própria variação do contato do osso jugal com as porções anteriores e posteriores do arco zigomático. Observei algumas variações intraespecíficas durante o processo de medição, porém seria necessário um teste para avaliar se houve tamanha interferência nos resultados. Em contrapartida, a variação do osso jugal e também do arco zigomático pode ser bem informativa entre gêneros de Sigmodontinae, apontando diferenças descritas entre gêneros e até mesmos espécies da subfamília Sigmodontinae. Como exemplo, Weksler (2006; figura 30) descreveu três formas (estados qualitativos de um caráter) desse osso

entre os táxons da tribo Oryzomyini e apontou essas diferenças entre *Oryzomys palustris*, *Microryzomys altissimus* e *Microryzomys minutus*. Mais ainda, na região do arco zigomático, junto com a mandíbula, encontra-se a inserção da musculatura mastigatória dos roedores, formada, principalmente, por um complexo de camadas do músculo masseter (Turnbull, 1970). A musculatura da mastigação de toda a ordem Rodentia estão entre as mais especializadas entre todos os mamíferos (Nowak, 1999, Cox & Jeffery, 2011) e os sigmodontíneos fazem parte de um grupo de roedores, a subordem Myomorpha, que detém uma das maiores expansões das camadas do masseter no crânio (Cox & Jeffery, 2011, Cox *et al.*, 2012). A morfologia craniana e os músculos da mastigação permitem ao miomorfos uma alta performance na sua mordida e assim explorarem diversas formas de ítems alimentares, o que ajuda a explicar o grande sucesso evolutivo desse grupo. A posição e orientação desse complexo muscular no arco zigomático junto com a posição dos incisivos e molares podem contribuir de formas diferentes para a direção do movimento e para a força da mastigação; e dessa maneira, estar associado ao uso de diferentes recursos alimentares entre os táxons da subfamília (Rinker, 1954; Voss, 1988). Estas diferenças na alimentação entre estes roedores podem então ser parte da causa das diferenças observadas nestes caracteres entre as matrizes aqui comparadas. Dentro de um contexto teórico mais geral isto levanta a hipótese de que seleção direcional causada pelas diferenças na dieta poderia ter sido a causa destas disrupções localizadas nestes caracteres do padrão geral de correlação entre os caracteres cranianos utilizados aqui.

A medida MT-PNS também foi frequentemente dissimilar entre as espécies. Ela mede basicamente a distância entre o último molar (MT) e a extremidade posterior (região

do basicrânio) do palato (PNS). A região do palato e molares está também associada ao processo de alimentação das espécies e possivelmente as modificações do aparato mastigatório, como descrevi, são refletidas para essa medida. Ademais, a variação do comprimento do palato tem sido um argumento taxonômico muito comum para caracterizar espécies ou grupos de roedores sigmodontíneos (e.g. Hershkovitz, 1962; Thomas, 1906; Weksler, 2006), o que também sugere que a dissimilaridade comum dessa região entre os táxons de Sigmodontinae tenha raiz em modificações localizadas da estrutura geral de covariação.

De maneira geral, um conjunto de caracteres relacionados às subregiões oral e nasal foram os mais similares entre as comparações das matrizes de correlação e covariância. Embora haja uma alta diversidade ecológica e uma variedade de formas cranianas entre os roedores sigmodontíneos é possível observar um padrão anatômico das subregiões oral e nasal entre as espécies, padrão este que define a própria ordem Rodentia e envolve a região rostral (dois incisivos seguidos de um diástema e molares). Esses resultados apontam para a relevância do uso da ferramenta metodológica SRD em estudos de comparação de matrizes. Isto porque todos os caracteres identificados aqui como os mais divergentes parecem estar associados a interpretações qualitativas ou quantitativas destas diferenças que são até certo ponto intuitivas, apesar de serem interpretações exploratórias *a posteriori*.

Por meio dos métodos de comparação de matrizes foi possível afirmar a existência de alta similaridade estrutural entre as matrizes de correlação e covariância. Por sua vez, o método SRD permitiu verificar precisamente em quais caracteres cranianos essas

diferenças e semelhanças estão localizadas. Essa informação abre as possibilidades de testes futuros, a partir dos caracteres mais dissimilares, que podem nos auxiliar a entender quais caracteres estão mais suscetíveis, e se há um padrão, nas modificações entre as espécies. Por exemplo, entre os sigmodontíneos, existe uma associação entre esses caracteres e os de uso de habitat, locomoção ou dieta? Outra questão interessante seria entender se caracteres mais dissimilares estão associados às principais descrições qualitativas entre as espécies (ou gêneros) da subfamília. Essas questões merecem ser avaliadas em detalhe futuramente.

5.3 Magnitude geral das correlações entre os caracteres

A magnitude geral de integração é abordada aqui em uma subdivisão particular apenas para facilitar a fluidez e a compreensão do texto. Na verdade, os padrões e as magnitudes de integração são dois aspectos complementares da integração morfológica e devem ser interpretados conjuntamente (Marroig & Cheverud, 2001). A magnitude de integração se refere ao nível ou à intensidade das associações entre todos os caracteres (Porto *et al.*, 2009).

Enquanto os padrões de correlação e covariância permaneceram similares entre os roedores sigmodontíneos, a magnitude geral de integração variou entre as espécies desde um valor mínimo de 0.08 (*Aepeomys lugens* e *Neotomys ebriosus*) ao máximo de 0.29 (*Nectomys squamipes*). Trabalhos que investigaram essa métrica em crânios de mamíferos descreveram uma amplitude de valores entre 0.04 e 0.55 (Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009). De uma maneira geral, mamíferos eutérios apresentaram os menores valores e os

maiores foram registrados para os metatérios (Porto *et al.*, 2009). Os valores que observei estão próximos àqueles registrados para macacos do Velho Mundo (Oliveira *et al.*, 2009). Estudando a evolução craniana dos Catarrhini, este autor descreveu uma variação considerável do r^2 , desde um mínimo de 0.04 (*Homo* e *Presbytis*) até um máximo de 0.28 (*Semnopithecus*). Dessa forma, é interessante notar que a subfamília Sigmodontinae apresentou um intervalo de valores também notável quando comparados aos mamíferos em geral e até mesmo comparados às famílias de mamíferos com uma forte diversidade de formas de crânio, como os primatas do velho mundo. O valor máximo registrado para os sigmodontíneos foi para roedor semi-aquático *Nectomys squamipes* e equivale também aos observados na ordem Dasyuromorphia (representante dos marsupiais carnívoros) e na ordem Hyracoidea que inclui a família Procaviidae (Porto *et al.*, 2009). Além disso, ao avaliar o r^2 entre os mamíferos, Porto (2009) incluiu sete famílias da ordem Rodentia: Muridae, Cricetidae, Cavidae, Cuniculidae, Dasyproctidae, Echimidae e Sciuridae. Os valores mais altos de r^2 entre os roedores foram exibidos pela família Muridae (0.34) e Cavidae (0.32 para a subfamília Caviinae e para 0.28 Hydrochaerinae), enquanto os valores mais baixos para as famílias Cricetidae (0.11) e Sciuridae (0.10). A família Cricetidae foi representada somente pelo roedor sigmondontíneo espécie *Wiedomys pyrrhorhinus*, e os resultados obtidos aqui demonstraram como os valores de r^2 dessa subfamília transita entre os extremos apresentados para toda a ordem Rodentia.

A comparação da magnitude geral de integração entre os roedores sigmodontíneos e os demais mamíferos investigados por Porto *et al.*, (2009) deve ser realizada de forma mais qualitativa do que quantitativa devido à influência do tamanho da amostra na variação do r^2 . Hubbe (2013) constatou que esse índice geral de integração é susceptível à amostras

pequenas, e pode refletir valores maiores em espécies ou grupos subamostrados. De acordo com Marroig *et al.*, (2012), matrizes mal estimadas concentram boa parte da variância no primeiro componente principal (CP), simplesmente devido ao erro associado à amostragem. No cálculo da magnitude geral de integração, quanto maior a porcentagem de variância explicada pelo primeiro CP, maior a magnitude geral de integração. Consequentemente, matrizes mal estimadas em decorrência de amostragem pequena apresentarão valores altos de magnitude geral de integração. Neste trabalho, com a exceção de *Neusticomys monticolus* que apresenta doze indivíduos, o restante das amostras por espécies são bastante uniformes. Mesmo com *Neusticomys* presente na análise de regressão linear, não houve associação significativa entre o número de indivíduos por espécie e a magnitude geral de integração. Ainda assim é preciso ter cuidado ao comparar o índice de magnitude de *Neusticomys* com outras espécies, pois esse valor pode estar inflado devido ao baixo número amostral.

A correlação entre os índices de integração r^2 e ICV foi alta (0.93) entre os sigmodontíneos, equiparando-se aos valores de associação encontrados em outros grupos de mamíferos investigados por Porto *et al.*, (2009). Esse valor indica uma forte associação entre o índice de magnitude extraído a partir da matriz de correlação (r^2) e aquele obtido a partir da matriz de covariância (ICV). Uma vez que exibiram alta correlação, apenas o índice r^2 foi utilizado por ser mais intuitivo (afinal é uma métrica que reflete a média global das correlações). Essa alta correlação entre os índices pode estar relacionada ao fato de que o tamanho, capturado pelo PC1, foi registrado em todas as matrizes de correlação e de covariância. A matriz de correlação é a forma padronizada (adimensional e, portanto, sem

escala) das matrizes de covariâncias. O fato que ambos os índices são muito parecidos indica que não existe nenhum fenômeno de escala afetando as matrizes.

Não encontrei associação entre a matriz de diferenças na magnitude geral de integração das espécies de sigmodontíneos e a matriz de distâncias filogenéticas (Tabela 4.8). Este resultado reforça que a magnitude das correlações entre os caracteres cranianos é evolutivamente mais plástica que o padrão de relação entre eles, o que fica claro quando comparamos os valores de 4 a 6% de coeficiente de variação dos valores de similaridade (Tabela 4.5) com quase 30% observado para os valores de r^2 (Tabela 4.13) ou de 92% para as diferenças par a par no r^2 . Nesse sentido, Porto *et al.*, (2009) discutem que a plasticidade na magnitude de integração pode fornecer uma explicação sobre como a grande diversidade morfológica craniana surgiu em alguns grupos de mamíferos, mesmo com a grande conservação nos padrões de integração. De fato esses dois aspectos: padrões e magnitudes, tem implicações importantes na evolução dos grupos. Duas espécies que apresentam exatamente o mesmo padrão de relação entre os caracteres, mas diferem significativamente na magnitude das correlações poderão apresentar respostas consideravelmente diferentes às forças evolutivas, como seleção natural por exemplo (Hansen & Houle, 2008; Marroig *et al.*, 2009). Em geral, grupos com baixas magnitudes de integração respondem mais frequentemente na direção dos gradientes de seleção, enquanto altas magnitudes estão associadas à menor capacidade em responder na direção da seleção (Hansen & Houle, 2008; Porto *et al.*, 2009; Marroig *et al.*, 2009). Esse assunto será discutido à frente com mais detalhes no tópico sobre flexibilidade e restrição evolutivas. Note, no entanto, que estas estatísticas de flexibilidade, restrição e a relação destas com a magnitude e estrutura de correlação capturam o potencial evolutivo de

resposta a seleção natural direcional em termos microevolutivos e a relação destas com a divergência média dos caracteres do ponto de vista macroevolutivo não está sendo investigada nesta tese e será tema de investigações futuras.

5.4 Padrões de similaridade, distâncias morfológicas e filogenéticas

De forma resumida, vimos até este ponto da discussão que os roedores sigmodontíneos apresentaram um padrão estrutural de matrizes de correlação e covariância comum e com alta similaridade e, em contrapartida, uma plasticidade alta das magnitudes de integração entre as espécies. Quando testados, ambos os resultados apresentaram uma associação significativa com a matriz de distâncias morfológicas, ou seja, tanto a evolução da magnitude quando dos padrões de similaridade das espécies indicaram estar relacionados com a evolução média dos caracteres cranianos (RS: -0.34, KRZcovariância: -0.25, KRZ correlção: -0.22, r^2 : 0.26, valores de correlação dessas medidas com a distância morfológica – Tabela 4.8). Apesar da associação da distância morfológica com a similaridade entre as matrizes ser um resultado comum entre os mamíferos (Hubbe, 2013; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010, Silva, 2010), sua associação com a matriz de r^2 ainda não havia sido detectada para nenhum dos grupos. Dada a alta plasticidade da magnitude dos sigmodontíneos assim como para os mamíferos, esses resultados indicam que a magnitude de integração e a média dos caracteres podem evoluir de uma maneira muito rápida entre os sigmodontíneos e sem associação com as

relações de parentesco (matriz de distância filogenética) das espécies. Colocando isto em um contexto teórico mais geral, parece que a inércia filogenética sobre as médias dos caracteres e sobre a magnitude e os padrões de integração é quase inexistente. Por outro lado, qualquer que tenha sido o(s) processo(s) atuando para produzir a divergência média entre as espécies pode ter tido efeitos diretos ou indiretos sobre a magnitude e os padrões de integração.

Para as matrizes de similaridade dos padrões de covariância e correlação, apenas os valores observados da matriz de covariância comparada pelo método de KRZ apresentaram uma pequena associação (-0.16) com a matriz de distâncias filogenéticas das espécies. Essa associação por estar muito próxima de zero aponta apenas um indício muito fraco de que as matrizes de grupos mais próximos filogeneticamente sejam mais similares entre si do que as de pares mais distantes. A correlação dessas matrizes mostra-se variável entre os grupos de mamíferos já estudados. Enquanto as ordens de mamíferos e os marsupiais didelfídeos (Porto *et al.*, 2009, Silva, 2010) não exibiram uma associação significativa entre a evolução dos padrões de similaridade e o histórico evolutivo dos grupos, os macacos do velho mundo assim como os membros da super ordem Xenarthra apresentaram essa associação com valores moderados e não explicados pelo acaso (Hubbe, 2013; Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009). Em relação aos resultados obtidos aqui, cabe dizer que apesar da monofilia da subfamília Sigmodontinae ser bem definida (Engel *et al.*, 1998; Jansa & Weksler, 2004; Martinez *et al.*, 2012; Salazar-Bravo *et al.*, 2013; Schenk *et al.*, *in press*; Smith & Patton, 1999; Steppan *et al.*, 2004), o estabelecimento de sua estrutura interna e a relação dela entre os gêneros que compõem algumas tribos ainda é

relativamente instável (ver Martinez *et al.*, 2012, Salazar-Bravo, 2013). Além disso, cabe dizer que nem toda a diversidade da subfamília (em termos de gêneros) esteve amostrada neste estudo e a inclusão de alguns táxons como *Reithrodon*, única linhagem representante da tribo Reithrodontini, pode ser relevante para compreender se grupos mais próximos filogeneticamente possuem estruturas mais similares do que grupos mais distantes. Por outro lado, apesar da ausência dessa tribo, o número de táxons da amostra utilizada aqui é bem representativo para a subfamília, e a filogenia utilizada para comparação foi bem estimada (baseada em quatro genes nucleares). Além disso, as espécies testadas apresentaram valores de similaridade muito próximos, ou seja, linhagens de diferentes e até das mesmas tribos apresentaram-se muito semelhantes (valores) e com um padrão estável dentro da subfamília; o que é um resultado bem robusto que está por trás desta independência da similaridade com a filogenia.

Note que os padrões de similaridade das matrizes diferem entre os métodos (RS e Krz). No entanto, quando observamos os valores obtidos par a par para cada matriz, eles são muito próximos entre si, com diferenças geralmente na segunda ou terceira casa decimal. Porém o ordenamento de quem é maior ou menor entre esses valores é diferente para cada método. Por exemplo, os valores de correlação par a par obtidos para as espécies 1, 2, 3 e 4 pelo método de comparação por RS são muito similares assim como os valores para as mesmas espécies pela técnica de Krz. Porém na matriz de RS os valores obtidos entre os pares 1 e 2 é menor do que o valor obtido entre os pares 1 e 3 e esse último tem seu valor maior que os pares 1 e 4, enquanto nas matriz de covariância por KRZ essa relação é simetricamente inversa, mesmo sendo os valores todos muito próximos entre si.

Portanto, ao correlacionar as matrizes produzidas pelos dois métodos, a comparação elemento a elemento entre elas sofre efeito da diferença do ordenamento de quem é maior ou menor das comparações par a par cada método. No entanto, ambos os métodos nos fornecem um quadro bastante geral de similaridade das matrizes.

Até aqui observamos que o padrão de conexões entre os caracteres cranianos se manteve relativamente estável e similar ao longo da história da subfamília enquanto a magnitude de integração geral (muito plástica) e a média dos caracteres evoluiu de maneira muito rápida. Isso tem uma implicação evolutiva importante, pois mostra um caminho para compreender como foi produzida a diversidade de espécies desses roedores. Dados esses resultados, o próximo passo será discutir o padrão de correlação observado à luz das hipóteses de associação entre os caracteres cranianos, baseadas em função e desenvolvimento comum e suas consequências evolutivas para o grupo.

5.5 Modularidade no crânio de roedores sigmodontíneos – matrizes originais

O padrão de modularidade craniana dos roedores sigmodontíneos foi avaliado a partir da comparação das matrizes de correlação, brutas (ou originais) e residuais, de cada táxon com as matrizes teóricas de associação entre os caracteres baseadas em função e desenvolvimento comum (Cheverud, 1996, Marroig & Cheverud, 2001). Por motivos de facilidade de compreensão do texto, optei por iniciar a presente discussão focando

primeiramente nas matrizes originais. No próximo tópico eu discuto os padrões de modularidade observados para as matrizes residuais.

A partir dos resultados obtidos para as matrizes brutas, observei que as espécies de Sigmodontinae apresentaram uma organização modular muito semelhante. Entre as nove hipóteses de integração testadas, detectei módulos distintos e significativos principalmente nas subregiões oral e nasal, e também para a integração total, neurofacial e na região da face. As subregiões oral e nasal apresentaram-se como módulos dominantes entre quase todos os táxons testados mostrando os maiores valores de distinção em relação aos outros módulos detectados (em média 1.78 e 2.04, respectivamente). A média da taxa de modularidade dos sigmodontíneos foi maior que a média apresentada entre a ordens de mamíferos (Porto *et al.*, 2009). Considerando as duas subregiões, o esqueleto oral inclui a cavidade oral e o suporte aos dentes entre os mamíferos. Este aparato mastigatório, que conta com apenas incisivos seguidos de um diástema e molares nos roedores, é altamente especializado e define os roedores como um grupo entre os mamíferos. A relação da dentição no processo de mastigação junto com a inserção e uso do masseter permite que eles tenham tanto plasticidade quanto uma alimentação mais especializada. Essa relação de mastigação entre dentição e camadas do masseter junto com a formula dentária (e diferentes formas dos molares) definem muitas das famílias da ordem Rodentia. Já na subregião nasal encontra-se o órgão vomeronasal, também conhecido como *órgão de Jacobson*, que se desenvolve a partir da borda anterior da placa neural. Esse é um órgão olfatorial e auxilia os roedores sigmodontíneos tanto na busca de alimentos quanto na comunicação química, voláteis como feromônios, ou físicas como fezes e urinas deixadas

como pistas para marcação de território (Carleton & Musser; Myers & Hall, 2000; 2005; Nowak, 1999; Poor, 2005). Dessa forma, módulos mais integrados nessas subregiões, propiciam que as respostas evolutivas sejam mais coordenadas nesses ossos e em suas estruturas associadas (consequências evolutivas da modularidade abaixo).

As hipóteses das subregiões oral e nasal são também dominantes entre as espécies de muitos grupos de mamíferos testados; particularmente os roedores, marsupiais, morcegos e os mamíferos da magna ordem Xenarthra (Hubbe, 2013; Porto et al., 2009; Shirai & Marroig, 2010; Silva, 2010;). Uma pequena diferença nesse padrão, pode ser vista nos macacos do novo e velho mundo que apresentaram uma maior dominância de integração oral entre as espécies em relação à nasal (Marroig & Cheverud 2001; Oliveira *et al.*, 2009). Para os macacos do velho mundo especificamente, a integração nasal foi detectada quase que apenas dentro tribo Papionini (mandril, babuíños, babuíños-gelada) que possuem o focinho proporcionalmente mais proeminente entre os primatas, e que acarreta em várias implicações funcionais e biomecânicas. As hipóteses de integração nasal e oral compõem o módulo hipotético da região facial, também recorrente entre os mamíferos em geral com correlações positivas e significativas e em aproximadamente metade da amostra avaliada aqui. Esse padrão de modularidade facial sugere uma maior influência de fatores tardios durante o período de desenvolvimento pós-natal craniano (Ackermann & Cheverud, 2004; Marroig & Cheverud, 2001). O crânio dos mamíferos apresenta duas regiões principais: a face (representados pelas subregiões oral, nasal e zigomático) e o neurocrânio (subregiões base e abóboda), e ambas possuem padrões distintos de crescimento durante os estágios de vida (Cheverud, 1982). Durante a

ontogenia, o neurocrânio origina-se na mesoderme e apresenta um padrão de crescimento essencialmente precoce, completando seu desenvolvimento no início da vida pós-natal (Moore, 1981), ainda que a base possa sofrer influência de alguns fatores de crescimento tardios. Já os caracteres da face tem origem na crista neural e apresentam um padrão de crescimento predominantemente tardio, sob influência do hormônio de crescimento, especialmente aqueles traços influenciados pelo tamanho dos músculos e cavidade oral (Ackermann & Cheverud, 2004; Marroig & Cheverud, 2001; Smith, 1996, 1997). Dessa maneira, a influência de fatores de crescimento tardios pós-natal, pode explicar o padrão de integração oral, nasal e, conseqüentemente, facial exibido predominantemente entre as espécies. Outro fator que sustenta a interpretação da influência desses fatores em módulos específicos, e que atesta a importância geral do desenvolvimento neuro-facial nos sigmodontíneos, são os resultados apresentados pelas hipóteses de integração da neuroface, que representa o desenvolvimento neurossomático. Essa hipótese, que explorou o efeito em conjunto dos fatores de crescimento precoces e tardios explicados, mostrou-se significativamente correlacionada na maior parte das espécies de sigmodontíneos, aproximadamente dois terços da amostra. Seguindo o mesmo raciocínio, a hipótese de integração total, a qual associa as cinco subregiões do crânio, também apresentou os mesmos resultados.

Integração na subregião do zigomático, além do neurocrânio e das duas subregiões que o compõem (base e abóboda) não apresentaram correlações significativas nas matrizes brutas das espécies; com exceção da integração da abóboda exibida por *Neacomys* sp.. Em matrizes originais, a abóboda craniana foi detectada como modular apenas em *Homo* e

Gorilla (Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009), *Callicebus*, *Aotus*, *Saguinus*, *Callimico* e *Cebuella* (Marroig & Cheverud, 2001) e mais recentemente no gênero *Priodontes* da Ordem Xenarthra (Hubbe, 2013). A ausência de correlações significativas, porém, não reflete necessariamente que devemos refutar essas hipóteses de modularidade. A presença de módulos bastante evidentes, caracterizados por $avg+/avg-$ elevados, como os que registrei para as subregiões oral e nasal (supracitado), dificulta a detecção de outros módulos (Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009) devido ao efeito que eles causam na magnitude das correlações fora da hipótese sendo testada. Por exemplo, ao avaliar a presença da integração da abóboda, essas correlações da região oral e nasal que não fazem parte dessa hipótese, proporcionarão um alto valor para a correlação intermodular ($avg-$) em relação ao valor intramodular ($avg+$), o que conduz a uma menor nitidez do módulo hipotético testado ($avg+/avg-$), no caso a abóboda. Em uma escala maior, a própria face pode ser um exemplo disso. Essa região apresentou correlações significativas para metade das espécies testadas aqui. Ela é formada pelas subregiões oral, nasal e zigomático e as duas primeiras favorecem a evidência significativa da integração facial entre os táxons. Porém, os altos valores dessas subregiões possivelmente inibem a evidência significativa do módulo zigomático e sugerem que elas são as que mais contribuem para o efeito da variação do tamanho. O tamanho pode ser considerado como uma propriedade emergente do processo de crescimento que inclui a integração de diferentes partes numa única estrutura, coerente e funcional. Essa integração estabelece uma correlação entre os traços e potencialmente obscurece a individualidade dos módulos (Porto *et al.*, 2013). Se essa inferência for condizente, ao excluir a variação do tamanho, o zigomático apresentará correlações significativas entre as espécies. Seguindo o mesmo raciocínio o neurocrânio e outros

módulos também serão mais evidentes. Este problema inerente ao método está ilustrado pela Figura 5.2 na qual a região neural, apesar de claramente modular não aparece como tal sendo obscurecida pela região facial, como já havia sido discutido por Marroig & Cheverud (2001). A abordagem utilizada neste trabalho deve ser considerada um primeiro olhar grosseiro sobre os padrões de integração cranianas. Contudo, apesar dos problemas inerentes ainda assim conseguimos detectar evidências claras de padrões compartilhados de integração devido à função e desenvolvimento.

Espécie A

CP/Caracteres	F1	F2	N1	N2	Autovalores
CP1	0.57	0.57	0.42	0.42	2.17
CP2	-0.42	-0.42	0.57	0.57	1.13
CP3	0.00	0.00	-0.71	0.71	0.50
CP4	0.71	-0.71	0.00	0.00	0.20

Caracteres	F1	F2	N1	N2
F1	1.00			
F2	0.80	1.00		
N1	0.20	0.20	1.00	
N2	0.20	0.20	0.50	1.00

Espécie B

CP/Caracteres	F1	F2	N1	N2	Autovalores
CP1	0.57	0.57	0.42	0.42	1.59
CP2	-0.42	-0.42	0.57	0.57	1.06
CP3	0.00	0.00	-0.71	0.71	0.75
CP4	0.71	-0.71	0.00	0.00	0.60

Caracteres	F1	F2	N1	N2
F1	1.00			
F2	0.40	1.00		
N1	0.13	0.13	1.00	
N2	0.13	0.13	0.25	1.00

Figura 5.2 Tabela de correlações entre quatro medidas cranianas de duas espécies hipotéticas, A e B, e suas respectivas representações gráficas. Também são apresentados os quatro primeiros componentes principais e os autovalores para cada espécie, bem como o índice (taxa) de modularidade que mede o grau de distinção dos módulos. Este índice examina se a média das correlações entre os caracteres integrados (avg+), é maior que a média dos caracteres não integrados (avg-). Neste caso, as espécies têm exatamente o mesmo padrão de relação entre os caracteres, porém diferem na magnitude de suas correlações. A espécie A apresenta magnitude de integração maior do que a espécie B. Note que os caracteres estão mais fortemente associados em A do que em B.

grupos de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2013) e que este CP1 pode ser considerado tamanho. As variáveis que apresentaram as maiores contribuições ao autovalor do CP1 (Anexo 8.9) foram aquelas referentes aos elementos morfológicos que compõem os módulos oral e nasal, como foi

inferido. Quanto maior a variação explicada pelo tamanho alométrico (capturado no CP1), mais intensas tenderão a ser as correlações entre os caracteres de uma maneira geral. Dessa forma, uma vez que o cálculo da magnitude geral de integração (r^2) entre as matrizes de correlação foi realizado pela média das correlações ao quadrado, uma correlação estreita e positiva entre a porcentagem de variância explicada pelo CP1 e os resultados obtidos pelo r^2 foi exibida (Figura 5.2). Quanto maior for a porcentagem da variância total explicada pelo primeiro componente principal, que representa tamanho do crânio, maior será a magnitude geral de integração. Dado que a correlação entre os primeiros componentes das espécies apresentou valores muito altos entre as espécies (média de correlação 0.81), compreende-se que a variação do tamanho contribuiu de maneira semelhante entre as correlações dos caracteres e dessa maneira, matrizes brutas apresentaram módulos menos evidentes. Isso também foi reforçado pela correlação negativa entre a magnitude geral (r^2) e o índice de modularidade $avg+/avg-$, como apresentadas pelas hipóteses oral, nasal e total. Em outras palavras, quanto mais integrado for o crânio de um táxon, menos evidentes serão os módulos e vice-versa. Esse é um padrão idêntico ao observado para mamíferos metatérios e eutérios avaliados por outros autores (Porto *et al.*, 2009; ; Porto *et al.*, 2013; Shirai & Marroig, 2010). Em geral, os animais mais integrados foram os marsupiais, sendo que nenhuma das espécies do grupo apresentou integração total no crânio. Já entre os roedores sigmodontíneos, gêneros com modos de vida semi-fossorial e que no geral, apresentam um tubo rostral proporcionalmente proeminente em relação ao resto do crânio e entre outras espécies, como *Abrothrix*, *Chelemys*, *Delomys*, *Geoxus* e *Oxymycterus*, também não exibiram integração total nas matrizes originais. Para um olhar mais específico sobre a relação de hábitat, modos de locomoção e outras características ecológicas das espécies em relação aos

respectivos índices de modularidades serão necessários avaliações futuras. Dada essa relação de influência exercida pela variação de tamanho nos caracteres, abaixo discuto os resultados obtidos ao remover essa variação, ou seja, a partir das matrizes residuais.

5.6 Modularidade no crânio de roedores sigmodontíneos – matrizes residuais

As matrizes residuais (removendo o CP1) foram utilizadas no presente estudo para avaliar o impacto da variação de tamanho nas magnitudes de integração e nos padrões de modularidade. O resultado mais notável dessa análise é que a modularidade é mais evidente em matrizes residuais do que em matrizes brutas, tanto em termos do número de módulos detectados quanto em termos do grau de modularidade observada. Esse padrão pode ser facilmente observado na comparação entre os índices de modularidade para as matrizes brutas e residuais (Tabela 4.12).

Quando a variação de tamanho foi removida, a região do neurocrânio e às subregiões da abóbada, base e zigomático, as quais não foram detectadas nas matrizes originais, passaram a configurar módulos distintos nas matrizes residuais. A matriz de integração neural diferiu consideravelmente entre as matrizes brutas e residuais, passando de um extremo de ausência de correlação significativa nas matrizes originais, à 38 espécies apresentando correlações significativas nas matrizes residuais. Além disso, como observado em outros grupos de mamíferos (veja Porto *et al.*, 2013), o índice de modularidade para essa hipótese aumentou consideravelmente para quase todas as espécies de

sigmodontíneos quando a variação de tamanho foi removida. Na ausência de tamanho, a abóbada craniana se apresentou como um módulo distinto em 36 espécies, e também foram perceptíveis as mudanças na matriz teórica da neuroface e total que foram evidentes quase todas as espécies e um número ainda maior que nas matrizes brutas. Considerando estes resultados pode-se concluir que no geral os roedores apresentam um forte sinal de influência de fatores ligados ao desenvolvimento/função compartilhada como previsto pela teoria de integração morfológica (Berg, 1960; Cheverud, 1982, Olson & Miller (1958).

A integração do zigomático e da base, apesar de serem evidentes em algumas espécies nas matrizes residuais, ainda mostraram um número muito baixo de correlações significativas em contraste com a organização modular geral exibida pela maioria das espécies. A não evidência de módulo na base reforça o padrão descrito para outras ordens de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) e favorece a explicação de que esta subregião não configura um módulo em si (Shirai & Marroig, 2010). Parte de sua origem está relacionada à mesoderme e parte à crista neural, e de acordo com Hallgrímsson *et al.*, (2007) ela seria uma região de integração entre a face e o neurocrânio. Outro aspecto que reforça a não modularidade da base é sustentada pela distância BA-OPI localizado na região basioccipital que, como discuti em outro tópico, tem o controle do desenvolvimento à genes associados ao desenvolvimento do esqueleto axial. Já a hipótese do zigomático foi proporcionalmente mais evidentes em números de espécies quando houve a remoção da variação do tamanho, tanto em mamíferos metatérios do novo mundo (Shirai & Marroig, 2010) quanto os eutérios (Porto *et al.*, 2013). O resultado obtido aqui para a integração do zigomático, porém, era esperado

dado os resultados apontados pelo índice de SRD que avaliou quais caracteres foram os mais dissimilares entre as espécies (discutidos acima). Entre os seis caracteres mais dissimilares, ZI-ZYGO faz parte do módulo do zigomático e esse caráter foi 89% divergente entre as espécies. Dessa maneira, é plausível sugerir que esse módulo sofreu influência de seleção direcional externa que pode ter “quebrado” a correlação dos caracteres que compõem esse módulo e assim do próprio módulo.

Observei que na ausência de variação de tamanho, o número de correlações significativas aumentou consideravelmente para a região do neurocrânio enquanto diminuiu de forma perceptível na região da face. Comportamento oposto foi visto nas matrizes brutas, em que a região da face foi detectada como módulo e a região do neurocrânio não apresentou nenhuma correlação significativa. Dessa forma, nas matrizes originais, contendo variação de tamanho, posso confirmar a hipótese de que a face foi a maior contribuinte para a detecção do módulo neurosomático (que considera as duas regiões neurocrânio e face conjuntamente). Nas matrizes residuais, de forma contrária, o neurocrânio foi o que contribuiu para a distinção da neuroface como um módulo entre a grande maioria das espécies. Isso reforça a importância dos fatores de crescimento precoces e tardios no desenvolvimento dos crânios dos sigmodontinae. Além disso, estes resultados também estão de acordo com a crítica ao próprio método de detecção de modularidade/integração sendo utilizado aqui, feita acima, relativa às médias das correlações fora de módulos incluírem outras hipóteses mascarando assim módulos que seriam de outra forma evidentes.

A partir dos resultados encontrados, entre as matrizes originais e residuais, para roedores sigmodontíneos e o que foi discutido aqui, dois importantes aspectos devem ser colocados: 1) é importante colocar que o teste de modularidade a partir das matrizes teóricas utilizado aqui é um tanto rudimentar, uma vez que limita a integração morfológica de uma estrutura complexa como o crânio dos mamíferos a uma matriz de 0 e 1, ou seja, ausência ou presença de correlações respectivamente (Chernoff & Magwene, 1999; Cheverud, 1982; 1985). Módulos eventualmente detectados ao longo dos grupos podem não ser os únicos, mas sim os mais evidentes no padrão de correlação estimado. No entanto, essa ferramenta mostra-se eficaz na detecção de módulos biologicamente significativos, a medida que as hipóteses teóricas estão fortemente ancoradas em literaturas que refletem o estado das arte sobre o desenvolvimento craniano dos mamíferos (Porto *et al.*, 2013; e.g. Cheverud, 1995; Moore, 1981; Smith, 1996, 1997, 2001) baseado na arquitetura genética de desenvolvimento. Possivelmente o ideal aqui é que a modularidade seja compreendida como um processo, atual (tempo ontogenético), da covariância produzida e não como o padrão dela per se. Os processos de desenvolvimentos que influenciam a covariância entre os caracteres de um organismo variam ao longo do tempo e do espaço durante a ontogenia e podem se sobrepor obscurecendo a estrutura geral de covariância. O efeito combinado desses processos de desenvolvimento sugere visualizar a covariância como um palimpsesto (Hallgrímsson *et al.*, 2009) - um pergaminho, utilizado na Idade Média, cujo texto foi eliminado para permitir sua reutilização - em que os determinantes subjacentes da integração e modularidade podem não ser facilmente decifráveis a partir de dados covariância ou correlação. Apesar desta complexidade do desenvolvimento ao longo da ontogenia, além da baixa resolução do teste aplicado neste estudo, podemos considerar que

os resultados são precisos em revelar uma organização modular semelhante entre os roedores sigmodontíneos; 2) A variação do tamanho é parte intrínseca da integração e deve ser avaliada com cautela quando comparamos as espécies. O tamanho, ou a alometria (Huxley & Teissier, 1936), é geneticamente variável e também uma parte importante da variação morfológica da população, como visto nos padrões e magnitude dentro dos grupos (Porto *et al.*, 2013, e este estudo). Outros estudos também têm relatado que a variação de tamanho configura um dos principais fatores determinantes nos padrões de associação dos caracteres dentro das populações, podendo potencialmente obscurecer os padrões modulares subjacentes à integração (Klingenberg, 2009; Marroig & Cheverud, 2004; Mitteroecker & Bookstein, 2007; Porto *et al.*, 2013), porém, de uma maneira geral, isso ocorre de forma desigual entre as espécies e módulos. Isso implica que a variação de tamanho deve ser avaliada com cautela e seu efeito deve ser conhecido entre as espécies antes de ser removida ou corrigida, especialmente em mamíferos, onde o crescimento é determinado e as classes de idade podem ser estabelecidas com precisão razoável. Dessa forma, uma vez que a variação de tamanho tem implicações evolutivas e ecológicas importantes, quando o mesmo é removido sem uma análise aprofundada, pode-se perder o papel e as consequências dessa variável sobre a evolução (veja discussão no tópico abaixo) do grupo em estudo (Porto *et al.*, 2013).

Os resultados discutidos até este ponto parecem dar suporte a uma interpretação de que o padrão de alta similaridade estrutural encontrado nos roedores sigmodontíneos estão relacionados a fatores compartilhados de função e desenvolvimento que devem ter agido durante a diversificação deste grupo como uma força de seleção estabilizadora. Até

aqui, vimos também, que os roedores sigmodontíneos apresentaram uma organização muito semelhante, influenciada por uma grande variação alométrica (restrita a CP1) que está positivamente correlacionado com o índice de magnitude geral de integração. Abaixo discuto as implicações desses fatores para as possibilidades evolutivas dos sigmodontíneos dentro do contexto do mamíferos.

5.7 Consequências evolutivas: flexibilidade e restrição

A individualidade dos módulos pode ter efeito direto no potencial de resposta evolutiva à seleção. Os resultados desse trabalho revelam que quanto maior a influência relativa da variação de tamanho, maiores as correlações entre os caracteres tanto dentro como entre módulos e, conseqüentemente, modularidade menos evidente e mais restrito o seu potencial de resposta à seleção natural. Essa mesma perspectiva relacionada a evolução da modularidade tem sido também detectada entre os outros grupos de mamíferos metatérios e eutérios, tanto em um contexto filogenético mais amplo quanto mais restrito (Marroig *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2013; Shirai & Marroig, 2010). Uma vez que a variação do tamanho (%CP1) está positivamente relacionada com o índice de integração geral do crânio (r^2), quanto maior esses índices se apresentarem (e conseqüentemente menor será a nitidez dos módulos) menor é a capacidade de responder na mesma direção que a seleção direcional está pressionando, a não ser que essa direção da seleção seja justamente alinhada com o tamanho (Hansen & Houle, 2008; Marroig & Cheverud, 2005; Marroig *et al.*, 2009). Essa relação ocorre devido a influência do tamanho

em diminuir a nitidez dos módulos ao aumentar a correlação intermodular no crânio e, dessa forma, aumenta-se a magnitude geral de integração dos caracteres. Com isso, a capacidade craniana em responder alinhada à direção das pressões seletivas presentes é reduzida (Marroig *et al.*, 2009 ; Porto *et al.*, 2000).

A flexibilidade evolutiva mede o quanto uma população é capaz em responder a diferentes pressões seletivas (a partir dos vetores de seleção simulados aqui), enquanto o índice de restrições indica o quanto essas respostas evolutivas estão alinhadas ou restritas ao eixo de menor resistência evolutiva (CP1). Dessa maneira não é surpreendente que essas métricas foram negativamente associadas entre os sigmodontíneos e também entre os outros mamíferos testados (Figura 4.11). Em outras palavras, animais com maior magnitude de integração são menos flexíveis e, por sua vez têm respostas evolutivas mais alinhadas ao CP1, ou sejam são mais restritos. Por outro lado, grupos com menores magnitudes de integração obtiveram respostas evolutivas menos alinhadas com esse eixo de maior variação (Figuras 4.8 e 4.9). Exemplos disso são as espécies *Nectomys squamipes* e *Zygodontomys brevicauda* de um lado (alta integração) e do outro *Aepeomys lugens* e *Neotomys ebriosus* com baixa magnitude (consequentemente menor % CP1), módulos bem evidentes e maior flexibilidade evolutiva. Esse padrão de relação entre os índices apresentados tem sido consistentemente observado entre os mamíferos, incluindo táxons que divergiram em mais de 130 milhões de anos (Bininda-Emonds *et al.*, 2007; Porto *et al.*, 2013). Claramente, a variação do tamanho pode atuar como uma força de restrição para modificações evolutivas entre os mamíferos, a qual traz um viés para que as respostas evolutivas à seleção ocorram alinhadas ao longo do eixo chamado de linha de menor

resistência evolutiva (Schluter, 1996), ou seja, o eixo de maior variação de uma estrutura. Em resumo, crânios mais modulares (menor influência da variação do tamanho - %CP1), potencialmente sofrem menos restrição no morfoespaço e permitem, do ponto de vista microevolutivo, uma evolução mais alinhada da resposta à força de seleção direcional externa.

Dentro do contexto dos mamíferos comparados aqui, observa-se que a flexibilidade e o índice de restrição apresentados pelos roedores sigmodontíneos ocupam uma área de distribuição de valores extensa, sobrepondo-se em grande parte, e muito próximo do mínimo e máximo, exibido pelos mamíferos eutérios e metatérios, esses representados em um contexto filogenético e diversidade bem maior dos mamíferos.

6. CONCLUSÕES

Em um contexto geral, percebemos aqui que os padrões de modularidade apresentados entre os sigmodontíneos e os mamíferos são semelhantes. As variações mais aparentes são referentes principalmente aos índices de magnitude geral que os táxons de diferentes grupos podem apresentar. Essa semelhança no padrão entre grupos com uma origem de centenas de milhões de anos coincide com o esperado segundo a teoria de integração morfológica (Berg, 1960; Cheverud, 1984; Wagner & Altenberg, 1996) e está relacionada a processos básicos de desenvolvimento e função comum. Dessa forma, sugere-se que esses processos compartilhados de função e desenvolvimento atuam como uma força de seleção interna estabilizadora sobre manutenção dos efeitos pleiotrópicos responsáveis pela estruturação modular observada no nível fenotípico (Estes & Arnold, 2007; Hubbe, 2013; Porto *et al.*, 2009; Wagner, 2008;). Estudos recentes de loci de caracteres quantitativos mostram que existe variação genética para a pleiotropia na forma de modificadores epistáticos (Pavlicev *et al.*, 2011). Mais ainda, esta variação está segregando normalmente nas populações. Modelos teóricos recentes também mostram que a estrutura de covariação entre os caracteres pode ser alterada rapidamente sob seleção direcional externa atuando sobre esta variação genética na forma de epistasia pleiotrópica, conduzindo a graus variados de integração entre os genótipos e permitindo a evolução da modularidade. A modularidade observada no nível fenotípico é provavelmente o reflexo da

estruturação modular no nível genotípico, que, por sua vez, é condicionado por efeitos pleiotrópicos. Portanto, embora a estrutura modular é mantida, até certo ponto, pelos processos compartilhados de função e desenvolvimento (seleção estabilizadora interna), a magnitude da integração e o grau de modularidade podem evoluir bastante rápido entre os diferentes táxons.

Neste estudo, vimos também que a evolução da modularidade está ligada principalmente ao nível de integração do módulo (avg+/avg-) e não muito a modificações dos padrões de modularidade, uma vez que as espécies apresentaram resultados semelhantes. Os resultados desse índice, ou seja, das correlações entre os caracteres entre e dentro dos módulos está intimamente relacionado com a magnitude geral de integração do crânio que por sua vez tem uma relação estreita e positiva com a variação de tamanho do crânio. Dessa forma, reforça-se a importância da avaliação da variação do tamanho para a evolução da modularidade desses roedores. Essas consequências evolutivas dos padrões e das magnitudes de integração morfológica que refletem as diferenças nos índices de modularidade tratadas estimulam questionamentos sobre a evolução dos roedores sigmodontíneos. Por exemplo, *Nectomys squamipes* e *Holochilus brasiliensis*, são espécies de uma tribo (ancestralidade comum) de hábito semi-aquático e com tamanhos corporais relativamente semelhantes, porém apresentaram valores no índice de modularidade bem distintos sendo 0.29 e 0.11, respectivamente. Enquanto a primeira apresentou o valor mais alto de r^2 a segunda espécie esteve entre os mais baixos obtidos para a subfamília. Consequentemente, *Nectomys* apresentou maiores índices de modularidade no padrão estabelecido, ou seja, os mesmos módulos que apresentaram correlações significativas

indicaram valores mais baixos (menor nitidez modular) para a espécie com o maior r^2 , como esperado. Dessa forma, seria interessante buscar entender o que proporciona essa diferença entre essas espécies. Porto *et al.*, (2013) sugerem que a quantidade relativa da variação de tamanho e a modularidade entre os mamíferos esteja relacionada com traços da história natural dos grupos. Para esse autores, linhagens com filhotes altriciais, como marsupiais e roedores, direcionam a maior parte da sua energia para crescimento, têm relativamente mais variação no tamanho, maior integração craniana, menor flexibilidade e são altamente restritos quanto a direção da resposta evolutiva. Inversamente, filhotes precoces, ou seja, que nascem mais bem formados (exemplo, hominídeos e morcegos), apresentaram a relação inversa. Dessa maneira, em um escopo mais específico seria interessante compreender se o mesmo padrão poderia ser visto entre *Nectomys* e *Holochilus* e estender esse questionamento para os sigmodontíneos, ou seja, espécies em que filhotes estão mais bem formados no nascimento são menos integradas em sua estrutura craniana? O uso de estratégias de crescimento diferentes entre os táxons estariam relacionadas ao sucesso evolutivo do grupo tão ecologicamente diverso?

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, F., & Díaz, M. M. (2000). Anatomía craneana de *Akodon albiventer* (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae). *Iheringia*, 88, 33-50.
- Ackermann, R. R., & Cheverud, J. M. (2000). Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): a comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *American journal of physical anthropology*, 111(4), 489-501.
- Ackermann, R. R., & Cheverud, J. M. (2004). Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(52), 17946-17951.
- Ackermann, R. R. (2002). Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for paleoanthropological models. *Journal of Human Evolution*, 43(2), 167-187.
- Arnold, S. J., & Phillips, P. C. (1999). Hierarchical comparison of genetic variance-covariance matrices. II. Coastal-inland divergence in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution*, 1516-1527.
- Atchley, W. R., Rutledge, J. J., & Cowley, D. E. (1981). Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution*, 35(6), 1037-1055.
- Barton, N. H., & Turelli, M. (1989). Evolutionary quantitative genetics: how little do we know?. *Annual review of genetics*, 23(1), 337-370.
- Baskin, J. A. (1978). Bensonomys, Calomys, and the origin of the phyllotine group of neotropical cricetines (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 125-135.
- Baskin, J. A. 1986. The late Miocene radiation of Neotropical sigmodontine rodents in North America. *Contributions to Geology*, University of Wyoming, Special Paper 3:287-303.
- Berg, R. L. (1960). The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, 171-180.
- Bininda-Emonds, O. R., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D., Beck, R. M., Grenyer, R., & Purvis, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446(7135), 507-512.

- Blows, M W, Chenoweth, S F, & Hine, E (2004). Orientation of the genetic variance-covariance matrix and the fitness surface for multiple male sexually selected traits. *The American Naturalist*, 163(3), 329-340.
- Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A., D'Andrea, P. S. (2008). Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS., 20 p.: il. (Série de Manuais Técnicos, 1). Rio de Janeiro.
- Cabello, D. R., Bianchi-Perez, G., & Ramoni-Perazzi, P. (2006). Population dynamics of the rat *Microryzomys minutus* (Rodentia: Muridae) in the Venezuelan Andes. *Revista de biología tropical*, 54(2), 651-5.
- Carleton, M. D., & Musser, G. G. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the AMNH; no. 191.
- Carleton, M. D., & Musser, G. G. (2005). Order rodentia. *Mammal species of the world*, 745-752.
- Carleton, M. D., & Arroyo-Cabrales, J. (2009). Chapter 3. Review of the *Oryzomys couesi* Complex (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Western Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 331(1), 94-127.
- Chernoff, B., & Magwene, P. M. (1999). Morphological integration: forty years later. *Morphological integration*, 319-353.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 499-516.
- Cheverud, J M, Dow, M M, & Leutenegger, W (1985). The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 1335-1351.
- Cheverud, J. M. (1984). Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology*, 110(2), 155-171.
- Cheverud, J. M. (1988). A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 958-968.
- Cheverud, J. M. (1989). A comparative analysis of morphological variation patterns in the papionins. *Evolution*, 1737-1747.
- Cheverud, J. M., Wagner, G. P., & Dow, M. M. (1989). Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Biology*, 38(3), 201-213.

- Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *American Naturalist*, 63-89.
- Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, 36(1), 44-50.
- Cheverud, J. M. (1996). Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(1), 5-42.
- Cheverud, J. M., Ehrich, T. H., Vaughn, T. T., Koreishi, S. F., Linsey, R. B., & Pletscher, L. S. (2004). Pleiotropic effects on mandibular morphology II: differential epistasis and genetic variation in morphological integration. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 302(5), 424-435.
- Cheverud, J. M., & Marroig, G. (2007). Research Article Comparing covariance matrices: random skewers method compared to the common principal components model. *Genetics and Molecular Biology*, 30(2), 461-469.
- Cordeiro-Estrela, P., Baylac, M., Denys, C., & Marinho-Filho, J. (2006). Interspecific patterns of skull variation between sympatric brazilian vesper mice: geometric morphometrics assessment. *Journal of Mammalogy*, 87(6), 1270-1279.
- Cox, P. G., & Jeffery, N. (2011). Reviewing the Morphology of the Jaw-Closing Musculature in Squirrels, Rats, and Guinea Pigs with Contrast-Enhanced MicroCt. *The Anatomical Record*, 294(6), 915-928.
- Cox, P. G., Rayfield, E. J., Fagan, M. J., Herrel, A., Pataky, T. C., & Jeffery, N. (2012). Functional evolution of the feeding system in rodents. *PloS one*, 7(4), e36299.
- D'Elía, G. (2000). Comments on recent advances in understanding sigmodontine phylogeny and evolution. *Mastozoología Neotropical*, 7, 47-55.
- D'Elía, G. (2003). Rats, mice, and relatives IV: Sigmodontinae. *Mammals V*, 16, 263-279.
- D'Elía, G., Pardiñas, U. F. J., Teta, P., & Patton, J. L. (2007). Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, 71(2), 187-194.
- Ehrich, T. H., Vaughn, T. T., Koreishi, S. F., Linsey, R. B., Pletscher, L. S., & Cheverud, J. M. (2003). Pleiotropic effects on mandibular morphology I. Developmental morphological integration and differential dominance. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 296(1), 58-79.

- Engel, S. R., Hogan, K. M., Taylor, J. F., & Davis, S. K. (1998). Molecular systematics and paleobiogeography of the South American sigmodontine rodents. *Molecular Biology and Evolution*, 15(1), 35-49.
- Estes, S., & Arnold, S. J. (2007). Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales. *The American Naturalist*, 169(2), 227-244.
- Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., & Douzery, E. J. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 88.
- Falconer, D. S., Mackay, T. F., & Frankham, R. (1996). Introduction to Quantitative Genetics (4th edn). *Trends in Genetics*, 12(7), 280.
- Garcia, G. (2010). Análise comparativa dos padrões de covariação genética e fenotípica no crânio e mandíbula de *Calomys expulsus* (Rodentia: Muridae) Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo. p.95.
- Geise, L. (2012). *Akodon cursor* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 44(1), 33-43.
- Gonçalves, 2006. Diversificação dos roedores sigmodontíneos em formações alto-montanas da Mata Atlântica. Tese de Doutorado, Departamento de Vertebrados do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. p.277.
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D. E., Liu, W., Ford-Hutchinson, A. F., & Jirik, F. R. (2007). Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & development*, 9(1), 76-91.
- Hansen, T. F., & Houle, D. (2008). Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of evolutionary biology*, 21(5), 1201-19.
- Hanson, J. D., & Bradley, R. D. (2008). Molecular diversity within *Melanomys caliginosus* (Rodentia: Oryzomyini): evidence for multiple species. *Occasional papers (Texas Tech University. Museum)*, 275, 1.
- Hallgrímsson, B., Jamniczky, H., Young, N. M., Rolian, C., Parsons, T. E., Boughner, J. C., & Marcucio, R. S. (2009). Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evolutionary Biology*, 36(4), 355-376.
- Helms, J. A., Cordero, D., & Tapadia, M. D. (2005). New insights into craniofacial morphogenesis. *Development*, 132(5), 851-861.
- Hershkovitz, P. (1962). *Evolution of Neotropical Cricetine Rodents (Muridae): With Special Reference to the Phyllotine Group*. Chicago Natural History Museum.

- Hershkovitz, P. 1972. The Recent mammals of the Neotropical region: A zoogeographic and ecologic review. Pages 311–431 in *Evolution, mammals, and southern continents* (A. Keast, F. C. Erk, and B. Glass, eds.). State University of New York, Albany.
- Hubbe, A. (2013). Análise morfológica craniana de Xenarthra atuais e extintos: inferências evolutivas e funcionais. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo. p.267.
- Huxley, J. S., & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780-781.
- Huxley, J., Strauss, R. E., & Churchill, F. B. (1993). *Problems of relative growth*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Jamniczky, H. A., & Hallgrímsson, B. (2009). A comparison of covariance structure in wild and laboratory muroid crania. *Evolution*, 63(6), 1540-1556.
- Jansa, S. A., & Weksler, M. (2004). Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 31(1), 256-276.
- Kessel, M., Balling, R., & Gruss, P. (1990). Variations of cervical vertebrae after expression of a *Hox-1.1* transgene in mice. *Cell*, 61(2), 301-308.
- Klingenberg, C. P. 2004. Integration, modules and development: molecules to morphology to evolution, Pages 213–230 in M. Pigliucci, and K. Preston, eds. *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. New York, Oxford University Press.
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 115–132.
- Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & development*, 11(4), 405-421.
- Krzanowski, W. J. (1979). Between-groups comparison of principal components. *Journal of the American Statistical Association*, 74(367), 703-707.
- Lande, R. (1976). Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, 314-334.
- Lande, R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, 402-416.

- Lande, R., & Arnold, S. J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 1210-1226.
- Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987). Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 116-121.
- Lofsvold, D. (1986). Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus*. I. Tests of the homogeneity of genetic covariance structure among species and subspecies. *Evolution*, 40, 559-573.
- Luo, Z. X. (2011). Developmental patterns in Mesozoic evolution of mammal ears. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 355-380.
- McCain, C. M., Timm, R. M., & Weksler, M. (2007). Redescription of the enigmatic long-tailed rat *Sigmodontomys aphrastus* (Cricetidae: Sigmodontinae) with comments on taxonomy and natural history. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 120(2), 117-136.
- Marshall, L. G. (1979). A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology*, 126-132.
- Márquez, E. J. (2008). A statistical framework for testing modularity in multidimensional data. *Evolution*, 62(10), 2688-2708.
- Marroig, G., & Cheverud, J. M. (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(12), 2576-2600.
- Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2004). Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys?. *The American Naturalist*, 163(3), 417-428.
- Marroig, G., Vivo, M., & Cheverud, J. M. (2004). Cranial evolution in sakis (*Pithecia*, *Platyrrhini*) II: evolutionary processes and morphological integration. *Journal of evolutionary biology*, 17(1), 144-155.
- Marroig, G., & Cheverud, J. M. (2005). Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution*, 59(5), 1128-1142.
- Marroig, G., Shirai, L. T., Porto, A., de Oliveira, F. B., & De Conto, V. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull II: evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, 36(1), 136-148.
- Marroig, G., & Cheverud, J. (2010). Size as a line of least resistance II: Direct selection on size or correlated response due to constraints?. *Evolution*, 64(5), 1470-1488.

- Marroig, G., Melo, D., Porto, A., Sebastião, H., & Garcia, G. (2011). Selection response decomposition (SRD): a new tool for dissecting differences and similarities between matrices. *Evolutionary Biology*, 38(2), 225-241.
- Marroig, G., Melo, D. a R. & Garcia, G. (2012). Modularity, noise, and natural selection. *Evolution*, 66(5), 1506-24.
- Martínez, J. J., Ferro, L. I., Mollerach, M. I., & Barquez, R. M. (2012). The phylogenetic relationships of the Andean swamp rat genus *Neotomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) based on mitochondrial and nuclear markers. *Acta Theriologica*, 57(3), 277-287.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press.
- Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2007). The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Systematic Biology*, 56(5), 818-836.
- Monteiro, L. R., Bonato, V., & Dos Reis, S. F. (2005). Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution & development*, 7(5), 429-439.
- McCain, C. M., Timm, R. M., & Weksler, M. (2007). Redescription of the enigmatic long-tailed rat *Sigmodontomys aphrastus* (Cricetidae: Sigmodontinae) with comments on taxonomy and natural history. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 120(2), 117-136.
- Moore, W. J. (1981). *The mammalian skull* (Vol. 8). Cambridge: Cambridge University Press.
- Morriss-Kay, G. M., & Wilkie, A. O. (2005). Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: insights from human genetics and experimental studies. *Journal of anatomy*, 207(5), 637-653.
- Musser, G. G., Carleton, M. D., Brothers, E. M., & Gardner, A. L. (1997). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* "capito". *Bulletin American Museum of Natural History*.
- Musser, G. G., & Carleton, M. D. (2005). Superfamily Muroidea. 894-1531. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Wilson, DE and DM Reeder. eds. 3rd ed. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland.
- Myers, K. P., & Hall, W. G. (2000). Conditioned changes in appetitive and consummatory responses to flavors paired with oral or nutrient reinforcement among adult rats. *Physiology & Behavior*, 68(5), 603-610.

- Noden, D. M., & Trainor, P. A. (2005). Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations. *Journal of anatomy*, 207(5), 575-601.
- Nowak, R. M., & Paradiso, J. L. (1999). *Walker's Mammals of the World* (Vol. 1, pp. 1-642). Baltimore.
- Oliveira, J. A & Franco, S. A coleção de mamíferos do serviço nacional da peste no Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, v.63, n.1, p.13-20.
- Oliveira, F. B., 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(4), 417-430.
- Olson, E. C., & Miller, R. L. (1999). *Morphological integration*. University of Chicago Press.
- Pacheco, V. (2003). Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. *Unpublished Ph. D. diss., City University of New York*.
- Parada, A., Pardiñas, U. F., Salazar-Bravo, J., D'Elía, G., & Eduardo Palma, R. (2013). Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*.
- Pardiñas UFJ, Tonni EP (1998) Procedencia estratigráfica y edad de los más antiguos muroideos (Mammalia, Rodentia) de América del Sur. *Ameghiniana* 35: 473-475.
- Pardiñas, U. F. J. (2000). Los sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) de la Colección Ameghino (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"): revisión taxonómica. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Paleontología*, 61, 247-254.
- Pardiñas, U. F., D'Elía, G., & Ortiz, P. E. (2002). Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual de su conocimiento y perspectiva. *Mastozoología Neotropical*, 9(2), 209-252.
- Patterson B, Pascual R (1968) The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409-451.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F., & Malcolm, J. R. (2000). Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-306.
- Pavlicev, M., Kenney-Hunt, J. P., Norgard, E. A., Roseman, C. C., Wolf, J. B., & Cheverud, J. M. (2008). Genetic variation in pleiotropy: differential epistasis as a source of variation in the allometric relationship between long bone lengths and body weight. *Evolution*, 62(1), 199-213.

- Pavlicev, M., Cheverud, J. M., & Wagner, G. P. (2011). Evolution of adaptive phenotypic variation patterns by direct selection for evolvability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1713), 1903-1912.
- Percequillo, A. R. (2003). *Sistemática de Oryzomys Baird, 1858: definição dos grupos de espécies e revisão taxonômica do grupo albigularis (Rodentia, Sigmodontinae)* (Doctoral dissertation).
- Percequillo, A. R., Hingst-Zaher, E., & Bonvicino, C. R. (2008). Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates*, 1-46.
- Percequillo, A. R., Weksler, M., & Costa, L. P. (2011). A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(2), 357-390.
- Phillips, P.C., McGuigan, K.L., 2006. Evolution of genetic variance-covariance structure. Em: Fox, C.W., Wolf, J.B. (Ed.), *Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, Oxford, pp. 310-325.
- Pine, R. H., Timm, R. M., & Weksler, M. (2012). A newly recognized clade of trans-Andean Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae), with description of a new genus. *Journal of Mammalogy*, 93(3), 851-870
- Porto, (2009). *Evolução da modularidade no crânio de mamíferos*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia da Universidade de São Paulo. p.95.
- Porto, A., Shirai, L. T., Oliveira, F. B., & Marroig, G. (2013). Size variation, growth strategies and the evolution of modularity in the mammalian skull. *Evolution*.
- Porto, A., de Oliveira, F. B., Shirai, L. T., De Conto, V., & Marroig, G. (2009). The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology*, 36(1), 118-135.
- Poor, A. 2005. "Sigmodontinae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed October 13, 2013 at <http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Sigmodontinae/>
- Prado, J. R., & Percequillo, A. R. (2011). Ontogenetic and sexual variation in cranial characters of *Aegialomys Xanthaeolus* (Thomas, 1894)(Cricetidae: Sigmodontinae) from Ecuador and Peru. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 51(9), 155-177.

- Prado, J. (2012). Revisão taxonômica de *Aegialomys* (Weksler, Percequillo & Voss, 2006) Cricetidae: Sigmodontinae). Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", ESALQ/USP.p.250.
- Prôa, M., O'Higgins, P., & Monteiro, L. R. (2013). Type I error rates for testing genetic drift with phenotypic covariance matrices: a simulation study. *Evolution*, 67(1), 185-195.
- Reig, O. A. (1978). Roedores cricétidos del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"*, 2(8), 164-190.
- Reig, O. A. (1980). A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology*, 192(2), 257-281.
- Reig, O. A., Aguilera, M., Barros, M. A., & Useche, M. (1984). Chromosomal speciation in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus *Proechimys*, Rodentia, Echimyidae). *Genetica*, 52(1), 291-312.
- Rinker, G. C. (1954). The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships.
- Roff, D. A. (1995). The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture. *Heredity*, 74(5), 481-490.
- Roff, D. A. (1997). *Evolutionary quantitative genetics* (Vol. 2). New York: Chapman & Hall.
- Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U. F., & D'Elía, G. (2013). A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*.
- Schenk, J., Rowe, K.C., Steppan, S. (2013). Ecological Opportunity and Incumbency in the Diversification of Repeated Continental Colonizations by Muroid Rodents. *Systematics Biology*. in press.
- Schluter, D. (1996). Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, 1766-1774.
- Shirai, L. T., & Marroig, G. (2010). Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(8), 663-683.
- Silva, H. S. da. (2010). Evolução morfológica em marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) do Novo Mundo. Tese de doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 223 p.

- Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38(3), 361-389.
- Skuntz, S., Mankoo, B., Nguyen, M. T. T., Hustert, E., Nakayama, A., Tournier-Lasserre, E., ... & Arnheiter, H. (2009). Lack of the mesodermal homeodomain protein MEOM1 disrupts sclerotome polarity and leads to a remodeling of the cranio-cervical joints of the axial skeleton. *Developmental biology*, 332(2), 383-395.
- Smith, K. K. (1996). Integration of craniofacial structures during development in mammals. *American Zoologist*, 36(1), 70-79.
- Smith, K. K. (1997). Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution*, 1663-1678.
- Smith, K. K. (2001). Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(2), 169-186.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1999). Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of mammalian evolution*, 6(2), 89-128.
- Sokal, R., & Rohlf, F. (1995). Biometry. WH Freeman and company, New York. 887 p.
- Steppan, S. J. (1995). *Phylogenetic relationships of the phyllotine rodents (Sigmodontinae) and the evolution of phenotypic patterns of covariation in Phyllotis* (Doctoral dissertation, University of Chicago, Committee on Evolutionary Biology).
- Steppan, S. J. (1997). Phylogenetic analysis of phenotypic covariance structure. I. Contrasting results from matrix correlation and common principal component analysis. *Evolution*, 571-586.
- Steppan, S. J. (1997). Phylogenetic analysis of phenotypic covariance structure. II. Reconstructing matrix evolution. *Evolution*, 587-594.
- Steppan, S. J., Adkins, R. M., & Anderson, J. (2004). Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology*, 53(4), 533-553.
- Steppan, S. J., Phillips, P. C., & Houle, D. (2002). Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(7), 320-327.
- Tapadia, M., Cordero, D., & Helms, J. (2005). It's all in your head: new insights into craniofacial development and deformation. *Journal of anatomy*. 207(5), 461-477.

- Thomas, O. 1906. Notes on South American rodents. II. On the allocation of certain species hitherto referred respectively to *Oryzomys*, *Thomasomys*, and *Rhipidomys*. *Annals and Magazine of Natural History* 7(18): 442–448.
- Tribe, C. J. (1996). *The neotropical rodent genus 'Rhipidomys' (Cricetidae: Sigmodontinae): a taxonomic revision* (Doctoral dissertation, University College London (University of London)).
- Tukey, J. W. (1977). Exploratory data analysis. *Reading, Ma*, 231.
- Turnbull, W. D. (1970). *Mammalian masticatory apparatus* (Vol. 1088). Field Museum of Natural History.
- Vaz, S.M. (2005). Mamíferos colecionados pelo serviço de estudos e pesquisas sobre a febre amarela no municípios de Ilhéus e Buerarema, estado da Bahia, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, v.63, n.1, p.21-28
- Vaughan, T., J. Ryan, N. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*, 4th Edition. Toronto: Brooks Cole.
- Vienne, D. M., Aguileta, G., & Ollier, S. (2011). Euclidean nature of phylogenetic distance matrices. *Systematic biology*, 60(6), 826–832.
- Vienne, D M, Aguileta, G, & Ollier, S (2011). Euclidean nature of phylogenetic distance matrices. *Systematic biology*, 60(6), 826–32.
- Voss, R. S. (1988). Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the AMNH*; v. 188, article 2.
- Voss, R. S. (1993). A revision of the Brazilian muroid rodent genus *Delomys*: with remarks on "thomatomyine" characters. *American Museum novitates*; no. 3073.
- Voss, R. S., & Carleton, M. D. (1993). A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae): with an analysis of its phylogenetic relationships. *American Museum novitates*; no. 3085.
- Voss, R. S., & Emmons, L. H. (1996). *Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment*. American Museum of Natural History.
- Voss, R. S., Lunde, D. P., & Simmons, N. B. (2001). The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna Part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 3-236.
- Wagner, A. (2008). Robustness and evolvability: a paradox resolved. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 91-100.
- Wagner, G. P., & Altenberg, L. (1996). Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 967-976.

- Wagner, G. P., Pavlicev, M., & Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 921-931.
- Weksler, M. (2003). Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(2), 331-349.
- Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-149.
- Weksler, M., Percequillo, A. R., & Voss, R. S. (2006). Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, 1-29.
- Weksler, M., & Percequillo, A. R. (2011). Key to the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoología neotropical*, 18(2), 281-292.
- Zelditch, M. L., & Carmichael, A. C. (1989). Ontogenetic variation in patterns of developmental and functional integration in skulls of *Sigmodon fulviventer*. *Evolution*, 814-824.
- Zelditch, M. L., Straney, D. O., Swiderski, D. L., & Carmichael, A. C. (1990). Variation in developmental constraints in *Sigmodon*. *Evolution*, 1738-1747.
- Zelditch, M. L., Wood, A. R., Bonett, R. M., & Swiderski, D. L. (2008). Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth. *Evolution & development*, 10(6), 756-768.

8. ANEXOS

8.1 Anexo - Lista de Material analisado

Lista de Material examinado

*Sigla das instituições: **AMNH**-American Museum of Natural History, Nova Iorque; **FMNH**- Field Museum of Natural History, Chicago; **MN**- Museu Nacional, Rio de Janeiro; **MVZ**- Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley; **MZUSP**- Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; **NMNH**- National Museum of Natural History, Washington D.C.*

Abrothrix jelskii, N=51, FMNH, 49400, 40399, 49398, 49396, 49374, 49373, 49372, 49370, 49369, 49368, 49366, 49365, 49363, 49362, 49360, 49359, 49358, 49357, 49356, 49354, 49352, 49351, 107676, 107749, 107756, 49395, 49394, 49393, 49386, 49385, 49384, 49383, 49382, 49381, 49380, 49379, 49378, 49377, 49376, 49375, 51257, 51259, 107946, 107932, 107921, 107931, 107913, 107912, 107950, 107960, 107962

Abrothrix longipilis, N=60, FMNH, 130865, 130866, 130889, 130890, 130709, 130850, 130710, 130862, 130857, 130851, 130863, 130859, 130864, 130860, 130855, 130712, 130706, 130702, 130373, 130689, 130693, 130694, 130698, 134661, 134675, 134669, 134663, 134682, 124019, 124017, 124016, 124011, 130419, 130422, 130421, 124027, 124030, 124029, 124026, 127491, 127481, 127482, 127484, 127494, 127502, 127508, 127513, 127515, 127516, 127519, 127520, 127521, 127522, 127525, 127528, 127527, 127536, 127539, 130362, 130365

Argialomys xanthaleolus, N=60, FMNH, 81409, 81411, 81414, 81413, 81416, 81415, 81417, 81418, 81421, 81423, 81428, 81430, 81429, AMNH, 63271, 63273, 63274, 63276, 63279, 63281, 63282, 63295, 63269, 63268, 63267, 63266, 63264, 63263, 63259, 63255, 63254, 63252, 66900, 66902, 66903, 66905, 66907, 66909, 66911, 66912, 66913, 66915, 66916, 66917, 66920, 66923,

66924, 66925, 66926, 66927, 66928, 66929, 66930, 66931, 66932, 66933, 66937, 66938, 66939, 66941, 66942

Aepeomys lugens, **N=51, FMNH**, 22149, 22150, 22153, 22154, 22155, **NMNH**, 579544, 579545, 579546, 579547, 579548, 579549, 579540, 579528, 579529, 579530, 579531, 579532, 579534, 579535, 579537, 579538, 579539, 579516, 579518, 579521, 579522, 579523, 579524, 579525, 579526, 579527, 579504, 579505, 579509, 579510, 579511, 579513, 579515, 579492, 579498, 570500, 579501, 579502, 374597, 374598, 374600, 387954, 387957, 387961, 579489, 579490

Akodon cursor, **N=39, MN**, 53643, 53613, 617499, 61750, 61756, 61761, 394287, 61763, 61675, 61757, 61758, 61759, 61766, 61767, 61771, 61773, 50511, 53610, 53397, 50496, 50507, 50528, 53396, 50521, 53608, 53611, 53400, 53401, 53402, 53411, 53398, 66602, 50497, 66066, 66067, 66069, 66064, 66063, 66065

Auliscomys pictus, **N=59, FMNH**, 54742, 54739, 54735, 54736, 64344, 48307, 75509, 48306, 75508, 21141, 21140, 21137, 21135, 52643, 52642, 52640, 52639, 52636, 52635, 52645, 51362, 49651, 49653, 49654, 49655, 51229, 51234, 51235, 53171, 49613, 49615, 49616, 49618, 49639, 49644, 49648, 49647, 107670, 107678, **MVZ**, 172700, 172701, 172702, 172703, 172704, 172706, 172707, 172709, 172710, 172711, 172686, 172689, 172690, 172691, 172694, 172695, 172696, 172697, 172698, 172699

Calomys expulsus, **N=48, MN**, 63151, 62907, 62920, 62803, 62794, 62953, 63148, 62981, 63131, 62964, 62887, 62785, 62914, 63145, 63033, 62934, 63191, 63093, 63164, 63067, 63132, 62695, 62779, 63056, 63654, 63034, 63167, 62893, 62952, 63655, 62902, 62971, 63961, 62783, 62968, 62951, 62922, 62965, 62942, 63803, 62802, 62913, 62756, 62782, 63166, 62945, 63657, 62901

Cerradomys langguthi, **N=50, MN**, 7804, 7807, 16068, 17856, 1524, 10186, 16080, 1534, 16079, 1760, 10181, 16066, 17992, 7808, 10184, 10178, 16069, 10180, 17990, 18005, 16064, 17861, 10179, 7811, 18009, 16075, 10171, 17875, 18010, 10175, 10176, 7809, 16091, 16078, 18014, 7739, 16103, 16071, 6720, 16065, 17864, 17988, 16085, 16107, 17887, 1814, CR-2346, BT-355, 700 CR, 708 CR

Chelemys macronyx, **N=56, FMNH**, 132971, 132966, 132963, 132957, 132959, 132956, 132953, 132944, 132941, 132930, 132942, 132945, 132989, 132983, 132940, 132988, 132992, 133002, **MVZ**, 154585, 154586, 154587, 154592, 158408, 158409, 158410, 158407, 154584, 154583, 155799, 154593, 154594, 154595, 162241, 162240, 162243, 162244, 172184, 172186, 162247, 174381, 174382, 174384, 162245, 159386, 162239, 163797, 163798, 163799, 165836, 154596, 154598, 154597, 155800, 155801, 155802, 159387

Chinchillula sahamae, **N=45, FMNH**, 163106, 49409, 49418, 49402, 49403, 49404, 49405, 49406, 49422, 49421, 49420, 49411, 51254, 83475, 52477, 52479, 52481, 52482, 49416, 49415, 49414, 52485, **MVZ**, 139584, 139583, 116184, 116183, 116034, 116181, 174023, 145614, 116186, 116187, 116188, 115939, 172678, 139483, 114741, 114742, 139482, 115940, 114744, 114746, 139484, 172675, 172675

Delomys dorsalis, **N=78, MZUSP**, 27360, 27360, 26878, 26878, 29275, 29275, 29278, 29278, 29279, 29279, 29280, 29280, 29281, 29281, 29282, 29282, 29283, 29283, 27354, 27354, 27332, 27332, 27333, 27333, 27328, 27328, 29284, 29284, 29285, 29285, 29286, 29286, 29288, 29288, 29289, 29289, 27363, 27363, 27366, 27366, 10019, 10019, 10991, 10991, 10021, 10021, 10167, 10167, 27474, 27474, 10423, 10423, 29274, 29274, 29296, 29296, 29297, 29297, 29298, 29298, 29299, 29299, 29300, 29300, 29301, 29301, 29277, 29277, 10165, 10165, 10734, 10734, 9718, 9718, 9720, 9720, 9467, 9467

Geoxus valdivianus, **N=63, FMNH**, 124062, 124061, 124060, 133101, 133099, 133100, 133090, 127728, 127727, 127729, 133104, 133103, 133097, 133092, 124059, 22502, 119488, 50101, 22496, 22499, 22495, 22500, 22526, 22527, 50537, 50538, 133094, **AMNH**, 97720, 97713, 97718, 97719, 97743, 97744, 97745, **MVZ**, 154608, 154609, 154610, 154813, 154814, 154815, 154816, 154818, 154819, 182687, 182688, 162259, 163800, 155804, 155805, 155806, 155807, 155808, 154604, 154606, 154607, 154609, 158464, 154603, 163385, 163387, 163389, 163378, 163379

Graomys griseoflavus, **N=60, FMNH**, 164786, 164817, 164784, 164842, 164832, 164816, 164835, 184836, 164838, 164843, 164845, 164851, 164860, 50920, 50926, 50923, 50925,

50924, 46129, 41291, 85854, 46127, 157377, 157375, 157378, 157379, 157380, 157381, 157385, 157382, 157386, 157387, 157388, 157393, 164749, 164750, 164754, 164764, 164769, 164770, **NMNH**, 390218, 390219, 390220, 390222, 390223, 390224, 390225, 390229, 390231, 390232, 390233, 390234, 390235, 390237, 390239, 390240, 390241, 390242, 390244, 390247

Handleyomys alfaroi, **N=56**, **NMNH**, 396536, 396537, 396538, 396539, 396540, 516708, 516710, 516711, 516713, 516714, 516715, 516716, 516717, 516721, 516723, 516725, 516726, 516727, 516729, 516730, 516731, 516732, 516733, 516735, 516736, 516737, 516740, 520729, 396534, 396533, 338258, 338256, 338255, 338253, 338252, 338251, 338250, 314776, 314775, 314340, 314338, 314337, 313334, 314332, 314325, 314323, 310502, 310499, 310496, 310495, 178659, 178658, 178657, 178656, 178654, 178611

Holochilus brasiliensis, **N=49**, **MN**, 66724, 66755, 67007, 66744, 66712, 66727, 66777, 66863, 66778, 66769, 66771, 66737, 66775, 66740, 66771, 66768, 66766, 66715, 66852, 66718, 66883, 66900, 66875, 66878, 66882, 66732, 66723, 66713, 66873, 66887, 66885, 66857, 66888, 66867, 66714, 66773, 66886, 66901, 66952, 66733, 66734, 66774, 66698, 66788, 66719, 66860, 66725, 66697, 66904

Irenomys tarsalis, **N=44**, **FMNH**, 124057, 124058, 124056, 127732, 133133, 133135, 133128, 133142, 133155, 133154, 133137, 133139, 50568, 50565, 50564, 50563, 50561, 50559, 50558, 50557, 50555, 50554, 50567, 133148, 133164, 133166, 133143, 133145, 134958, 134960, 134961, 134963, 134964, 134967, 134969, 134970, **MVZ**, 163460, 201154, 155837, 152171, 159422, 155838, 155839, 191110

Loxodontomys micropus, **N=59**, **FMNH**, 132753, 132756, 132760, 132761, 132762, 132764, 132768, 132776, 132774, 132773, 132779, 132783, 132787, 132786, 132785, 132804, 132800, 132791, 132807, 132810, 132656, 132660, 132662, 132666, 132683, 132689, 132692, 132706, 132746, 132747, 132749, 132751, 132877, 132917, 132915, 132914, 132875, 132845, 132828, 132830, 132824, 132823, 132733, 132831, 132812, 132813, 132814, 132732, 132726, 132725, 132724, 132744, 132722, 132734, 132735, 132737, 132740, 132743, 132888

Melanomys idoneus, **N=51, NMNH**, 178608, 178609, 178612, 178662, 178663, 178665, 178666, 178667, 178671, 178672, 178674, 178675, 178676, 178678, 178680, 178681, 178682, 178683, 178687, 178688, 178689, 178690, 178691, 178696, 179604, 179608, 179909, 179911, 310505, 310506, 310507, 310508, 310509, 310510, 310511, 310512, 310513, 310514, 310515, 310517, 310518, 310520, 310521, 310522, 310523, 310524, 310525, 310526, 310528, 310529, 310530

Microryzomys minutus, **N=63, NMNH**, 374386, 374387, 374390, 374396, 394398, 374403, 374406, 374410, 374419, 374421, 374422, 374423, 374424, 374431, 374434, 374435, 374436, 374438, 374442, 374446, 374448, 374453, 374454, 374455, 374456, 374457, 374459, 374460, 374461, 374462, 374467, 374468, 374474, 374475, 374480, 374481, 374484, 374486, 374489, 374490, 374492, 374493, 374494, 374496, 374502, 374503, 374504, 374508, 374509, 374510, 374511, 387891, 387893, 387894, 387895, 387896, 374364, 374365, 374369, 374372, 374375, 374377, 374378

Neacomys sp., **N=100, NMNH**, 394285, 394282, 394276, 394273, 394260, 394257, 394287, 394288, 394289, 394294, 394295, 394300, 394302, 394303, 394304, 394306, 394308, 394312, 394343, 394342, 394340, 394333, 394331, 394328, 394324, 394323, 394316, 394372, 394369, 394367, 394366, 394363, 394361, 394355, 394354, 394351, 394350, 394349, 394347, 394400, 394398, 394397, 394395, 394393, 394392, 394390, 394389, 394387, 394386, 394385, 394384, 394380, 394377, 394373, 394403, 394405, 394406, 394408, 394409, 394411, 394413, 394414, 394415, 394419, 394424, 394428, 394435, 394437, 394441, 394452, 394462, 394466, 394473, 394479, 394480, 394481, 394453, 461595, 461596, 461600, 461604, 461606, 461613, 394579, 394600, 394604, 394547, 394550, 394551, 394552, 394554, 394563, 394565, 394567, 394568, 394521, 394523, 394533, 394544, 394541

Nectomys, **N=60, MN**, 28816, 50485, 50508, 50516, 27102, 29903, 50482, 50486, 50506, 50513, 50510, 50484, 50515, 50522, 46924, 53388, 71789, 50514, 50509, 50495, 67043, 50505, 53626, 50520, 67061, 53624, 50483, 71788, 50498, 50561, 50525, 50540, 50530, 50557, 50532, 5031, 50539, 50535, 50564, 50533, 50560, 50543, 50541, 50556, 50544, 50523, 50538, 50529, 50536, 53389, 53395, 50565, 53385, 53582, 53384, 53578, 53394, 53383, 53390, 53600

Neotomys ebriosus, **N=44, AMNH**, 231644, 231645, 231641, 231648, 231649, 231639, 231638, 231637, 231636, 231630, 231629, 231624, 231623, 231621, 231727, 231728, 231730, 231729,

231762, 231763, 231812, 231616, 268921, 74153, **MVZ**, 114756, 114752, 114753, 114754, 114755, 116202, 115947, 115946, 115945, 139591, 172661, 138144, 116196, 116197, 141616, 114747, 114749, 115942, 120213, 115943

Nephelomys devius, **N=61**, **NMNH**, 319308, 319314, 319315, 516672, 516673, 516674, 516675, 516676, 516677, 516680, 516681, 516683, 516684, 516685, 323898, 323899, 323900, 323901, 323903, 323904, 323911, 396531, 516702, 516703, 516704, 520715, 520716, 520717, 520719, 520720, 520721, 516688, 516689, 516694, 516695, 516697, 516698, 576699, 541125, 541126, 541127, 541129, 541131, 541135, 541138, 520723, 520725, 537616, 541119, 541121, 541122, 541189, 541190, 541191, 541196, 541195, 541152, 541150, 541148, 541141, 541142

Neusticomys monticolus, **N=19**, **FMNH**, 71218, 71220, 71225, 71224, 71223, 71222, **AMNH**, 62920, 64627, 64626, 64646, 64633, 64632, 64629, 64628, 244608, 24409, 64639, 64636, 64625

Oecomys bicolor, **N=60**, **NMNH**, 364721, 390128, 390653, 460182, 460271, 579253, 584546, 581903, 390111, 393822, 393823, 393826, 393827, 393829, 393830, 393834, 393836, 393837, 393843, 394252, 394251, 394253, 584548, 584549, 461522, 545235, 549528, 267498, 306949, 306950, 335531, 335534, 364506, 530921, 559396, 579687, 582886, 456375, **MVZ**, 153518, 153526, 154988, 154989, 154990, 154992, 154996, 154999, 155002, 155003, 200895, 200896, 200898, 200899, 200900, 200902, 200903, 200894, 200893, 200889, 200888, 200884

Oecomys roberti, **N=60**, **NMNH**, 584550, 584551, 394235, 394236, 394238, 461786, 461945, 521531, 544602, 544603, 544604, 544632, 545286, 545287, 545288, 549533, 549534, 549536, 549537, 549538, 549539, 549540, 549541, 549810, 582887, 577973, 577972, 577971, 560822, **MVZ**, 200917, 200918, 200919, 200920, 200921, 200922, 200923, 200924, 200925, 200927, 200928, 200930, 200931, 200932, 200933, 200934, 200935, 200936, 200938, 200939, 200940, 200941, 200942, 200908, 200909, 200912, 200914, 200915, 200916, 200926, 200929

Oryzomys couesi, **N=55**, **NMNH**, 509389, 509391, 509403, 509404, 509405, 509406, 509407, 509408, 509409, 509412, 509413, 509414, 509416, 509417, 509419, 509420, 509422, 509424, 509423, 509392, 509393, 509395, 509399, 509425, 509426, 509428, 509429, 509430, 509432, 509431, 509433, 509436, 509439, 509442, 509443, 509444, 509446, 509447, 509448, 509449,

509474, 509475, 509476, 509477, 509480, 509481, 509482, 509483, 509484, 509485, 509486, 509491, 509492, 509493, 509489

Oxymycterus angularis, **N=38, MN**, 33084, 33151, 33080, 33082, 33089, 33083, 33100, 33086, 33152, 33154, 33093, 33157, 33144, 2527, 33138, 2492, 3578, 33155, 2655, 33147, 2511, 33153, 3184, 2534, 25212, 2544, 2526, 33101, 33098, 33092, 33081, 33102, 3335, 2551, 46796, 2348, 33085, 33133

Phyllotis darwini, **N=47, FMNH**, 119512, 133896, 133894, 22328, 22329, 22326, 119511, 22325, 119509, 119508, 119507, 35902, 119505, 119506, 35901, 119504, 119499, 119498, 119497, 119496, 119493, 119492, 119491, 24062, 23886, 23885, 23884, 22685, 22683, 22682, 22681, 22680, 23883, 23889, 23890, 23891, 23916, 24394, 22348, **MVZ**, 119168, 119170, 119177, 119186, 150058, 119184, 119179, 118662

Rhipidomys macconelli, **N=55, NMNH**, 560855, 560854, 560853, 560849, 560851, 560850, 560848, 560846, 560690, 560691, 560692, 560693, 560694, 560695, 560696, 560834, 560835, 560836, 560837, 560838, 560839, 560840, 560841, 560842, 560843, 560844, 560845, 560655, 560654, 560653, 560652, 560651, 406107, 406095, 406097, 406096, 406094, 406093, 406088, 406087, 406083, 406081, 406080, 406079, 406078, 406076, 406075, 406072, 406070, 387947, 387944, 387936, 387934, 387931, 387949

Rhipidomys macrurus, **N=57, MN**, 12569, 12395, 17401, 12526, 12527, 12530, 12529, 12528, 12576, 17427, 12377, 12570, 12578, 12394, 17424, 12574, 12524, 17432, 12539, 12550, 12535, 12537, 12542, 12540, 12548, 12538, 12534, 12598, 12590, 12591, 12561, 12567, 12565, 12563, 12551, 12557, 12552, 12562, 12556, 12568, 68891, 68912, 68886, 68891, 68905, 68902, 68907, 68901, 68911, 68921, 17410, 17407, 17411, 17408, 17415, 17413, 17414

Scapteromys tumidus, **N=50, AMNH**, 206298, 206299, 206300, 206301, 206273, 206274, 206276, 206278, 206280, 206282, 206283, 206269, 206230, 206231, 206240, 206243, 206244, 206245, 206220, 206219, 206221, 206222, 206314, 206316, 206317, 206318, 206319, 206322, 206327, 206328, 206330, 206216, 206218, 232503, 188784, 235433, 235432, 235431, 235430, 206253, 206256, 206248, 206247, 206258, 206259, 206261, 206263, 206264, 206267, 206268

Sigmodon hispidus, **N=61**, **AMNH**, 255428, 255429, 255430, 255432, 255434, 255438, 255441, 255454, 255456, 255458, 255463, 255471, 255472, 255474, 255480, 255481, 255482, 255484, 255485, 255487, 255491, 255493, 255495, 255496, 255502, 255504, 255505, 255506, 255507, 255508, 255509, 255510, 255515, 255517, 255518, 255519, 255520, 255522, 255523, 255524, 255544, 255546, 255551, 255557, 255563, 255566, 255568, 255579, 255580, 255581, 255582, 255583, 255584, 255590, 255594, 255595, 255596, 255604, 255606, 255607, 255608

Sigmodontomys alfari, **N=54**, **NMNH**, 279742, 279743, 279744, 334704, 499611, 499612, 499613, 499614, 499616, 499610, 499609, 250223, 250224, 392876, 392877, 392875, 178622, 178623, 178624, 178629, 178630, 178631, 178632, 178633, 178635, 178639, 298713, 302492, 305717, 305716, 306963, 306964, 306967, 306969, 310585, 310586, 310587, 310588, 310589, 310589, 310591, 310593, 310595, 310597, 316000, 316001, 316002, 316003, 575662, 449896, 396465, 442252, 483981, 483981

Thaptomys nigrita, **N=59**, **MN**, 8788, 8735, 8720, 8759, 8787, 8727, 8802, 8805, 8792, 8804, 8761, 8724, 8755, 8729, 8721, 8734, 8798, 8748, 8752, 8742, 8746, 8784, 8778, 8775, 8771, 8774, 8764, 8782, 8780, 8769, 8767, 8803, 8805, 8797, 8793, 8795, 8785, 8718, 8750, 8730, 10726, 10776, 9607, 10513, 10675, 10605, 8995, 8857, 8820, 8825, 8827, 8811, 8826, 8811, 8828, 8822, 8823, 8814, 8807

Thomasomys aureus, **N=50**, **FMNH**, 70307, 70308, 70309, 70311, 70313, 70317, 70319, 71266, 71267, 71269, 71270, 71274, 71272, 71273, 71284, 71283, 71282, 71280, 71279, 71278, 71286, 71287, 72111, 72113, 71264, 72106, 72107, 72109, 71301, 71304, 71305, 71307, 71306, 71298, 71295, 71288, 71289, 71291, 71293, 71294, **MVZ**, 166714, 166715, 171490, 171492, 166718, 166708, 166711, 171499, 116071, 116647

Transandinomys talamancae, **N=70**, **NMNH**, 302672, 302671, 302670, 302669, 302506, 302505, 302504, 302503, 302501, 302499, 302498, 302497, 302496, 302673, 302674, 302675, 302676, 302677, 303103, 303104, 306953, 306954, 306956, 306958, 306959, 310572, 310574, 457234, 457233, 457232, 457235, 457237, 457239, 457240, 457241, 457242, 457246, 457247, 457248, 457254, 457257, 457259, 457263, 457265, 457267, 457269, 457275, 457277, 457280, 457281,

457282, 457284, 457285, 457286, 457287, 457288, 457289, 457290, 457292, 457293, 457294,
457295, 457297, 457298, 457299, 457300, 457316, 457317, 457918, 302673

Zygodontomys brevicauda, **N=50**, **AMNH**, 186868, 186873, 186874, 186875, 186876, 186877,
186883, 186887, 186839, 186840, 186840, 186842, 186844, 186847, 186848, 186862, 186864,
186867, 188501, 188502, 188505, 188509, 189364, 189365, 189366, 189367, 189368, 189369,
174125, 174126, 174129, 174132, 174133, 174139, 174143, 173948, 186587, 173952, 173960,
173971, 173976, 174196, 174105, 186581, 174108, 174123, 206640, 206645, 206647, 206648

8.2 Anexo

Tabela A2. Lista de gêneros raros com amostras limitadas no museus de História Natural

Subfamília Sigmodontinae	
<p>Tribo Abrotrichini, D'Elía et al, 2007 <i>Notiomys</i>, Thomas, 1890 <i>Pearsonomys</i>, Patterson, 1992</p> <p>Tribo Akodontini, Vorontsov, 1959 <i>Bibimys</i>, Massoia, 1979 <i>Blarinomys</i>, Thomas, 1896 <i>Brucepattersonius</i>, Hershkovitz, 1998. <i>Deltamys</i>, Thomas, 1917 <i>Juscelinomys</i>, Moojen, 1965 <i>Kunsia</i>, Hershkovitz, 1966 <i>Lenoxus</i>, Thomas, 1909 <i>Podoxymys</i>, Anthony, 1929 <i>Thalpomys</i>, Thomas, 1916</p> <p>Tribo Ichthyomyini, Vorontsov 1959 <i>Anotomys</i>, Thomas, 1906 <i>Chibchanomys</i>, Voss, 1988 <i>Ichthyomys</i>, Thomas, 1893 <i>Neusticomys</i>, Anthony, 1921 <i>Rheomys</i>, Thomas, 1906</p> <p>Sigmodontinae incertae sedis <i>Wilfredomys</i>, Avila-Pires, 1960 <i>Punomys</i>, Osgood, 1943 <i>Andinomys</i>, Thomas, 1902 <i>Euneomys</i>, Coues, 1874</p>	<p>Tribo Oryzomyini, Vorontsov, 1959 <i>Amphinectomys</i>, Malygin, 1994 <i>Eremoryzomys</i>, Weksler, Percequillo, & Voss, 2006 <i>Handleyomys</i>, Voss et al., 2002 <i>Lundomys</i>, Voss and Carleton, 1993 <i>Mindomys</i>, Weksler, Percequillo, & Voss, 2006 <i>Nesoryzomys</i>, Heller, 1904 <i>Oreoryzomys</i>, Weksler, Percequillo, & Voss, 2006 <i>Pseudoryzomys</i>, Hershkovitz, 1962 <i>Scolomys</i>, Anthony, 1924 <i>Microakodontomys</i>, Hershkovitz, 1993 <i>Tamyuromys</i> Pine et al., 2012 <i>Drymoreomys</i>, Percequillo et al, 2011</p> <p>Tribo Phyllotini, Vorontsov, 1959 <i>Andalgalomys</i>, Williams and Mares, 1978 <i>Galenomys</i>, Thomas, 1916 <i>Salinomys</i>, Braun and Mares, 1995 <i>Tapecomys</i>, Anderson and Yates, 2000</p> <p>Tribo Thomasomyini, Steadman e Ray, 1982 <i>Chilomys</i>, Thomas, 1897 <i>Rhagomys</i>, Thomas, 1917</p>

8.3 Anexo

Tabela A3- Conjunto de dados obtido de Porto *et al.*, (2009) e Marroig *et al.*, (2009), representando (avg+/avg-) para as hipótese de modularidade, a quantidade de variação no primeiro componente principal (PC1), índices de flexibilidade e restrição evolutivas e o índice de magnitude geral de integração (r^2) para 21 táxons de mamíferos.

Grupo Taxonômico	Face	Nerocrânio	Neuroface	Oral	Nasal	Zigomática	Abóbada	Base	Total	PC1	Flexibilidade	Restrição	r^2
Didelphimorphia	1.18	0.82	1.01	1.20	1.26	1.18	0.90	0.73	1.04	0.68	0.30	0.89	0.35
Paucituberculata	1.85	0.48	1.15	1.97	2.03	1.12	0.56	0.48	1.08	0.61	0.33	0.85	0.15
Dasyuromorphia	1.35	0.70	1.04	1.25	1.35	1.21	0.79	0.52	0.99	0.64	0.32	0.87	0.28
Diprotodontia	1.34	0.67	1.01	1.43	1.47	1.04	0.74	0.72	1.00	0.76	0.27	0.92	0.39
Peramelimorphia	1.24	0.79	1.03	1.32	1.26	1.03	0.80	0.78	1.00	0.80	0.26	0.93	0.44
Hyracoidea	1.67	0.55	1.11	1.71	1.75	1.32	0.68	0.40	1.10	0.67	0.30	0.89	0.26
Macroscelidea	1.74	0.66	1.27	2.63	2.02	0.64	0.87	0.01	1.24	0.30	0.49	0.65	0.07
Cingulata	1.09	0.98	1.06	1.70	1.66	0.60	1.16	0.52	1.15	0.64	0.31	0.88	0.17
Scandentia	1.33	1.01	1.29	1.68	1.60	0.93	1.18	0.48	1.31	0.29	0.46	0.58	0.09
Lagomorpha	1.33	0.71	1.03	1.75	1.75	0.82	0.79	0.51	1.02	0.55	0.36	0.84	0.19
Carnivora	1.22	0.83	1.05	1.34	1.52	0.98	0.87	0.90	1.08	0.54	0.36	0.82	0.21
Perissodactyla	1.32	0.84	1.13	2.09	1.86	0.70	1.01	0.63	1.38	0.36	0.46	0.69	0.10
Artiodactyla	1.13	0.96	1.08	1.97	1.36	0.55	1.28	0.09	1.35	0.41	0.42	0.74	0.11
Rodentia	1.41	0.94	1.29	1.72	2.32	0.94	1.11	0.70	1.33	0.33	0.49	0.68	0.09
<i>Gorilla</i>	1.24	1.00	1.20	1.67	1.12	1.21	1.37	0.62	1.40	0.33	0.49	0.68	0.07
<i>Homo</i>	1.06	1.38	1.35	1.80	1.27	1.34	1.87	0.98	1.85	0.24	0.58	0.58	0.05
<i>Pan</i>	1.93	0.63	1.37	2.55	2.07	1.41	0.80	0.63	1.57	0.25	0.57	0.59	0.06
<i>Papio</i>	1.68	0.62	1.19	1.68	1.62	1.22	0.67	0.70	1.12	0.65	0.31	0.89	0.23
<i>Alouatta</i>	1.47	0.76	1.17	1.82	1.33	1.21	0.93	0.61	1.24	0.42	0.43	0.77	0.15
<i>Cebus</i>	1.55	0.80	1.27	2.05	1.39	1.35	0.98	0.98	1.44	0.32	0.44	0.61	0.12
<i>Callithrix</i>	1.18	0.99	1.15	2.20	1.43	0.98	1.19	0.72	1.50	0.23	0.54	0.55	0.07

8.4 Anexo

Tabela A4. Estatística descritiva básica (média, desvio-padrão e coeficiente de variação) para cada distância por espécie.

	IS.PM			IS.NSL			IS.PNS			PM.ZS			PM.ZI			PM.MT			NSL.NA			NSL.ZS			NSL.ZI			NA.BR			NA.PNS			BR.PT		
	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V			
Abrothrix jelskii	5.30	0.32	5.98	4.41	0.23	5.27	12.11	0.44	3.63	7.83	0.41	5.18	9.54	0.43	4.54	7.94	0.33	4.17	10.35	0.55	5.31	13.82	0.60	4.33	15.98	0.65	4.08	8.64	0.51	5.92	7.78	0.31	4.01	4.96	0.29	5.75
Abrothrix longipilis	5.70	0.44	7.68	4.99	0.25	5.00	12.87	0.59	4.60	7.52	0.44	5.88	9.05	0.49	5.40	8.09	0.34	4.17	11.59	0.58	5.03	14.73	0.70	4.77	16.79	0.76	4.53	8.62	0.43	5.03	7.98	0.28	3.52	4.99	0.29	5.89
Chelemys macronyx	6.28	0.28	4.51	5.34	0.33	6.09	14.80	0.60	4.02	9.12	0.44	4.85	10.86	0.56	5.14	10.11	0.44	4.37	12.10	0.60	4.94	15.60	0.63	4.03	18.02	0.76	4.24	9.59	0.48	4.97	9.04	0.28	3.11	5.03	0.31	6.26
Geoxus valdivianus	5.13	0.29	5.73	4.39	0.31	7.09	11.63	0.50	4.28	7.08	0.42	5.90	8.72	0.44	5.02	7.26	0.29	3.93	10.20	0.45	4.44	13.03	0.56	4.31	15.12	0.58	3.82	8.13	0.46	5.67	7.01	0.32	4.55	4.99	0.28	5.63
Akodon cursor	5.70	0.42	7.37	5.29	0.33	6.18	13.16	0.64	4.84	8.76	0.49	5.57	10.80	0.54	5.02	8.82	0.36	4.07	11.43	0.61	5.35	15.66	0.76	4.86	18.21	0.84	4.62	9.63	0.63	6.50	8.73	0.33	3.73	5.66	0.30	5.30
Oxymycterus angularis	6.45	0.41	6.32	5.77	0.37	6.35	15.02	0.72	4.76	10.87	0.66	6.04	12.61	0.81	6.40	10.07	0.51	5.03	13.82	0.92	6.63	19.66	0.99	5.01	21.75	1.15	5.28	11.76	0.88	7.47	9.48	0.45	4.74	6.75	0.34	4.97
Scapteromys tumidus	7.69	0.42	5.45	6.08	0.38	6.27	19.24	0.76	3.94	12.74	0.74	5.78	15.50	0.74	4.79	12.76	0.49	3.83	15.86	0.83	5.23	21.18	0.97	4.59	24.40	1.04	4.28	11.65	0.67	5.76	11.52	0.40	3.50	5.96	0.38	6.31
Thaptomys nigrita	5.32	0.30	5.66	4.02	0.30	7.40	11.79	0.46	3.91	7.45	0.36	4.85	9.04	0.42	4.62	7.28	0.28	3.79	8.79	0.54	6.17	12.58	0.53	4.21	14.52	0.61	4.20	7.88	0.57	7.30	7.62	0.33	4.36	4.59	0.38	8.34
Neusticomys monticolus	4.91	0.44	8.99	4.79	0.34	7.04	11.84	0.47	3.98	9.16	0.51	5.60	9.21	0.48	5.24	7.24	0.28	3.93	9.79	0.57	5.84	15.28	0.71	4.63	15.40	0.69	4.46	7.52	0.52	6.95	7.07	0.34	4.83	5.34	0.31	5.74
Aegialomys xanthaeolus	6.08	0.38	6.26	5.90	0.59	9.96	15.46	0.79	5.14	10.36	0.74	7.15	12.89	0.76	5.93	10.06	0.54	5.35	12.30	0.77	6.29	17.97	1.10	6.14	20.87	1.16	5.56	10.98	0.71	6.47	10.60	0.48	4.48	5.69	0.29	5.09
Cerradomys langguthi	7.00	0.43	6.09	6.41	0.47	7.33	16.15	0.72	4.47	10.28	0.48	4.66	13.05	0.58	4.43	10.51	0.45	4.25	13.87	0.76	5.45	19.02	0.80	4.19	22.41	0.92	4.09	12.20	1.01	8.28	10.74	0.54	5.06	6.83	0.52	7.65
Handleyomys alfaro	4.98	0.22	4.49	5.07	0.31	6.08	12.62	0.50	3.93	8.78	0.43	4.90	10.27	0.45	4.34	7.80	0.25	3.24	10.90	0.46	4.20	15.73	0.61	3.89	17.52	0.65	3.72	8.32	0.49	5.87	8.44	0.38	4.55	4.90	0.22	4.46
Holochilus brasiliensis	8.71	0.46	5.26	7.37	0.63	8.57	21.73	0.98	4.53	14.84	0.74	4.97	16.98	0.76	4.48	14.46	0.61	4.24	15.96	0.87	5.43	24.13	0.99	4.09	26.95	1.00	3.70	11.94	0.94	7.85	14.59	0.66	4.52	5.19	0.51	9.90
Melanomys idoneus	5.93	0.30	4.98	5.45	0.38	7.01	14.47	0.55	3.78	9.20	0.48	5.25	10.97	0.46	4.17	8.88	0.34	3.79	11.18	0.52	4.66	16.08	0.73	4.55	18.32	0.73	3.99	8.82	0.51	5.84	9.78	0.40	4.13	5.53	0.25	4.47
Microroryzomys minutus	4.20	0.25	6.00	3.86	0.30	7.72	9.74	0.42	4.33	6.94	0.39	5.59	7.92	0.35	4.41	5.96	0.23	3.80	7.85	0.50	6.38	12.04	0.63	5.24	13.21	0.62	4.66	7.56	0.40	5.34	6.81	0.31	4.50	4.43	0.31	6.96
Neacomys sp	4.02	0.24	5.94	3.95	0.28	7.17	9.62	0.36	3.78	5.92	0.31	5.22	7.21	0.34	4.67	5.89	0.23	3.84	7.82	0.40	5.14	11.01	0.48	4.39	12.58	0.52	4.11	6.72	0.35	5.26	6.88	0.27	3.89	4.79	0.23	4.76
Nectomys squamipes	9.09	0.59	6.51	8.77	0.80	9.17	22.32	1.21	5.43	13.64	0.79	5.77	17.31	0.89	5.11	14.24	0.71	4.97	17.89	1.23	6.86	24.45	1.29	5.26	28.85	1.48	5.15	13.92	0.91	6.55	14.18	0.77	5.44	7.03	0.46	6.49
Nephelomys devius	6.94	0.38	5.51	6.78	0.39	5.69	17.39	0.73	4.21	10.90	0.58	5.29	13.36	0.61	4.53	11.49	0.41	3.61	14.25	0.79	5.56	19.69	0.83	4.21	22.79	0.88	3.88	11.27	0.78	6.88	11.21	0.57	5.08	5.45	0.31	5.74
Oecomys bicolor	5.41	0.30	5.54	5.25	0.35	6.62	12.54	0.51	4.03	7.65	0.51	6.65	9.56	0.57	5.97	7.74	0.37	4.84	9.26	0.68	7.33	14.18	0.70	4.94	16.44	0.77	4.68	9.77	0.66	6.78	8.92	0.38	4.31	5.30	0.29	5.41
Oecomys roberti	6.24	0.41	6.60	6.14	0.46	7.44	15.27	0.77	5.02	9.73	0.68	7.03	12.02	0.67	5.59	9.74	0.41	4.17	11.57	0.68	5.88	17.56	1.02	5.78	20.27	1.00	4.95	11.49	0.78	6.77	10.79	0.51	4.76	5.90	0.36	6.07
Oryzomys couesi	5.66	0.27	4.75	5.23	0.34	6.49	14.37	0.63	4.37	9.65	0.52	5.39	11.71	0.60	5.14	9.13	0.40	4.33	11.39	0.71	6.24	16.74	0.84	5.00	19.15	0.94	4.91	10.60	0.66	6.18	10.12	0.44	4.32	5.71	0.23	4.11
Sigmodontomys alfari	7.18	0.38	5.32	6.77	0.51	7.46	17.95	0.85	4.71	10.54	0.62	5.85	13.79	0.63	4.54	11.33	0.52	4.63	13.89	0.79	5.70	19.10	0.92	4.82	22.98	0.94	4.10	11.88	0.81	6.82	12.09	0.54	4.50	6.19	0.40	6.53
Transandinomys talamancae	5.86	0.30	5.19	5.60	0.30	5.35	14.74	0.58	3.92	10.10	0.56	5.52	11.53	0.61	5.32	9.49	0.37	3.87	12.12	0.63	5.23	18.07	0.83	4.62	19.83	0.92	4.64	10.51	0.74	7.01	9.95	0.46	4.57	4.96	0.27	5.51
Zygodontomys brevicauda	6.03	0.41	6.79	5.36	0.55	10.33	14.93	0.80	5.33	10.09	0.62	6.18	12.28	0.72	5.89	9.70	0.43	4.41	11.84	0.64	5.42	17.47	0.92	5.24	20.02	1.05	5.26	10.61	0.70	6.64	10.04	0.52	5.22	5.65	0.28	4.88
Auliscomys pictus	5.97	0.32	5.39	5.61	0.46	8.12	15.39	0.66	4.32	10.35	0.64	6.17	12.01	0.65	5.41	10.39	0.46	4.38	12.21	0.71	5.80	15.94	0.91	5.69	18.08	0.93	5.15	7.90	0.53	6.73	9.20	0.35	3.79	3.89	0.31	7.92
Calomys expulsus	4.71	0.26	5.48	4.96	0.32	6.49	12.09	0.41	3.37	7.83	0.47	5.98	9.83	0.51	5.22	8.10	0.33	4.12	10.55	0.55	5.24	13.42	0.62	4.62	16.09	0.71	4.39	7.86	0.46	5.90	8.46	0.34	4.06	4.36	0.22	5.07
Graomys griseoflavus	5.97	0.37	6.13	6.22	0.49	7.90	15.56	0.73	4.70	10.28	0.60	5.86	12.22	0.68	5.60	10.19	0.44	4.30	12.97	0.78	5.98	18.07	0.96	5.33	20.28	1.10	5.41	9.88	0.60	6.04	10.44	0.51	4.84	5.79	0.33	5.73
Loxodontomys micropus	5.86	0.32	5.54	5.66	0.39	6.88	15.46	0.65	4.22	10.32	0.50	4.87	12.45	0.62	4.98	10.75	0.40	3.72	13.23	0.61	4.61	17.08	0.73	4.29	19.76	0.87	4.40	8.90	0.51	5.70	9.95	0.36	3.62	4.52	0.26	5.66
Phyllotis darwini	5.70	0.37	6.41	5.67	0.46	8.05	14.96	0.72	4.84	9.43	0.58	6.11	11.75	0.67	5.67	9.98	0.44	4.36	13.34	0.69	5.17	15.91	0.84	5.29	18.78	0.96	5.09	8.54	0.54	6.34	9.56	0.41	4.27	4.88	0.26	5.29
Sigmodon hispidus	6.85	0.37	5.42	5.90	0.41	7.04	18.55	0.74	3.97	14.23	0.59	4.14	15.96	0.59	3.69	12.58	0.46	3.65																		

Continuação Tabela A4

	BR.APET			PT.APET			PT.BA			PT.EAM			PT.ZYGO			PT.TSP			ZS.ZI			ZI.MT			ZI.ZYGO			ZI.TSP			MT.PNS			PNS.APET		
	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V	x	σ	C.V			
Abrothrix jelskii	9.01	0.26	2.88	8.87	0.29	3.26	11.75	0.42	3.53	8.22	0.46	5.54	6.46	0.38	5.91	4.49	0.18	4.03	2.48	0.29	11.53	4.82	0.22	4.57	3.13	0.37	11.69	3.31	0.30	8.95	1.94	0.14	7.22	6.39	0.35	5.51
Abrothrix longipilis	9.08	0.24	2.70	8.90	0.30	3.41	12.00	0.36	3.03	8.55	0.41	4.84	6.64	0.42	6.38	4.43	0.30	6.85	2.40	0.31	12.79	4.71	0.27	5.70	4.05	0.38	9.37	3.39	0.28	8.20	1.88	0.13	6.92	6.34	0.33	5.17
Chelemys macronyx	9.94	0.30	3.03	10.14	0.32	3.11	13.72	0.38	2.75	10.05	0.43	4.27	7.71	0.46	6.00	4.67	0.33	7.02	2.86	0.34	12.01	6.11	0.39	6.34	4.99	0.31	6.17	4.51	0.38	8.36	2.47	0.16	6.65	7.31	0.34	4.72
Geoxus valdivianus	8.71	0.27	3.05	8.56	0.26	3.03	11.38	0.31	2.73	7.91	0.34	4.34	5.75	0.41	7.09	3.67	0.32	8.82	2.36	0.29	12.46	4.14	0.37	8.82	3.79	0.37	9.72	2.92	0.36	12.44	1.77	0.12	7.03	6.67	0.24	3.55
Akodon cursor	9.34	0.34	3.64	9.61	0.40	4.11	13.09	0.51	3.92	9.80	0.52	5.34	7.23	0.45	6.18	4.47	0.25	5.67	2.86	0.38	13.13	5.76	0.37	6.34	3.35	0.41	12.18	4.12	0.40	9.64	1.92	0.16	8.32	6.89	0.41	5.90
Oxymycterus angularis	10.27	0.34	3.30	10.05	0.38	3.78	14.01	0.55	3.92	9.61	0.51	5.34	7.32	0.36	4.95	4.96	0.24	4.76	2.35	0.53	22.52	5.81	0.43	7.44	2.64	0.43	16.15	3.81	0.42	11.10	2.50	0.15	5.83	8.65	0.53	6.13
Scapteromys tumidus	12.19	0.42	3.41	11.74	0.47	3.97	16.29	0.62	3.82	12.16	0.75	6.21	8.60	0.57	6.59	5.64	0.37	6.62	3.46	0.46	13.32	7.13	0.48	6.72	5.06	0.40	7.82	5.55	0.55	9.88	2.68	0.15	5.59	9.48	0.48	5.02
Thaptomys nigrita	7.82	0.33	4.22	8.46	0.38	4.49	11.35	0.42	3.73	8.27	0.41	4.93	6.21	0.36	5.81	4.00	0.22	5.56	2.12	0.30	14.20	5.12	0.34	6.70	2.62	0.36	13.86	3.37	0.33	9.77	1.37	0.14	10.14	5.74	0.35	6.10
Neusticomys monticolus	8.26	0.28	3.36	8.26	0.26	3.12	11.78	0.40	3.44	8.11	0.46	5.61	5.32	0.45	8.52	3.19	0.27	8.37	0.41	0.20	49.43	4.27	0.53	12.35	0.73	0.22	30.02	3.39	0.70	20.57	1.84	0.10	5.60	5.66	0.48	8.51
Aegialomys xantheolus	9.60	0.40	4.12	10.33	0.47	4.57	14.30	0.69	4.82	10.43	0.60	5.72	7.39	0.54	7.36	4.97	0.25	5.11	3.12	0.36	11.62	6.32	0.44	6.94	2.98	0.41	13.87	4.66	0.45	9.55	2.24	0.17	7.75	6.58	0.63	9.54
Cerradomys langguthi	10.02	0.39	3.90	11.51	0.50	4.34	15.71	0.62	3.97	11.78	0.61	5.17	8.06	0.45	5.62	5.24	0.31	6.01	3.74	0.41	10.83	6.49	0.29	4.46	3.15	0.37	11.88	5.08	0.33	6.54	2.36	0.12	5.08	7.89	0.46	5.85
Handleyomys alfaro	8.09	0.26	3.18	8.12	0.34	4.24	11.20	0.49	4.41	7.72	0.58	7.48	6.04	0.39	6.54	4.09	0.21	5.20	2.00	0.29	14.73	5.02	0.33	6.66	2.04	0.28	13.83	3.50	0.30	8.48	1.84	0.11	5.81	4.92	0.31	6.37
Holochilus brasiliensis	12.26	0.58	4.74	14.09	0.57	4.01	18.39	0.66	3.61	13.90	0.63	4.50	10.79	0.57	5.24	7.00	0.40	5.70	3.43	0.63	18.40	8.58	0.41	4.80	3.00	0.38	12.64	6.46	0.39	6.06	3.01	0.17	5.55	7.25	0.50	6.84
Melanomys idoneus	9.66	0.30	3.15	9.72	0.33	3.37	13.45	0.47	3.48	9.58	0.40	4.16	6.92	0.29	4.12	4.68	0.23	4.94	2.48	0.34	13.92	5.94	0.33	5.51	2.59	0.31	12.02	4.39	0.32	7.20	2.00	0.11	5.39	5.99	0.42	6.95
Microrizomys minutus	7.24	0.21	2.88	7.30	0.25	3.37	9.88	0.37	3.77	7.13	0.31	4.34	5.10	0.28	5.56	3.63	0.17	4.61	1.26	0.20	16.13	4.36	0.24	5.41	1.55	0.27	17.52	2.75	0.24	8.76	1.41	0.08	5.53	4.13	0.29	6.96
Neacomys sp	7.09	0.26	3.69	7.08	0.25	3.51	9.52	0.31	3.28	6.61	0.29	4.42	4.78	0.30	6.35	3.22	0.18	5.73	1.74	0.27	15.64	3.80	0.27	7.00	2.10	0.30	14.40	2.59	0.26	10.18	1.51	0.08	5.47	3.93	0.22	5.72
Nectomys squamipes	13.01	0.63	4.82	14.55	0.84	5.75	19.78	1.05	5.33	14.74	0.98	6.64	10.97	0.77	7.03	7.10	0.44	6.13	4.63	0.54	11.75	8.84	0.49	5.57	3.51	0.53	15.16	7.35	0.57	7.76	3.17	0.19	5.94	9.04	0.69	7.60
Nephelomys devius	10.90	0.38	3.45	11.80	0.42	3.57	15.99	0.56	3.50	11.95	0.54	4.50	9.16	0.44	4.84	5.41	0.28	5.09	3.41	0.36	10.58	6.61	0.44	6.63	3.55	0.55	15.39	5.06	0.42	8.29	2.62	0.11	4.31	7.62	0.40	5.31
Oecomys bicolor	8.82	0.36	4.03	9.19	0.35	3.81	12.58	0.47	3.76	8.81	0.43	4.91	6.55	0.31	4.80	4.56	0.18	3.84	2.42	0.33	13.45	5.09	0.41	8.06	2.71	0.38	14.11	3.77	0.39	10.41	1.90	0.09	4.97	5.58	0.35	6.27
Oecomys roberti	9.85	0.38	3.91	10.75	0.47	4.40	14.59	0.65	4.43	10.48	0.60	5.69	7.82	0.59	7.55	5.18	0.32	6.26	2.95	0.41	14.01	6.28	0.41	6.52	3.30	0.46	13.89	4.67	0.40	8.66	2.20	0.11	5.08	6.45	0.44	6.76
Oryzomys couesi	9.45	0.26	2.77	9.68	0.37	3.85	12.98	0.59	4.51	9.26	0.59	6.41	7.01	0.49	6.95	5.10	0.24	4.78	2.61	0.33	12.49	5.90	0.32	5.44	2.48	0.37	15.08	4.11	0.30	7.27	1.96	0.08	4.10	5.84	0.38	6.49
Sigmodontomys alfari	10.47	0.36	3.44	11.50	0.53	4.65	15.54	0.73	4.72	11.35	0.74	6.48	8.35	0.50	6.02	5.66	0.32	5.72	4.09	0.44	10.81	7.16	0.34	4.75	2.68	0.39	14.69	5.44	0.37	6.86	2.31	0.14	5.98	6.69	0.43	6.35
Transandinomys talamancæ	8.88	0.31	3.53	9.17	0.44	4.82	12.87	0.66	5.10	8.97	0.70	7.80	6.98	0.51	7.34	4.65	0.23	5.03	2.01	0.33	16.52	5.38	0.30	5.51	2.81	0.40	14.15	4.36	0.35	8.08	2.18	0.13	5.94	6.25	0.38	6.16
Zygodontomys brevicauda	9.32	0.47	5.00	9.73	0.46	4.75	13.48	0.53	3.93	9.81	0.54	5.50	7.35	0.59	8.08	4.90	0.35	7.19	2.78	0.40	14.35	5.84	0.50	8.63	2.73	0.36	13.08	4.29	0.50	11.66	2.10	0.11	5.42	6.44	0.39	6.01
Auliscomys pictus	9.19	0.31	3.34	9.47	0.33	3.47	12.95	0.48	3.71	10.13	0.51	5.00	7.38	0.46	6.22	4.86	0.26	5.33	2.53	0.31	12.18	6.15	0.29	4.73	3.74	0.39	10.45	4.69	0.34	7.19	2.43	0.15	6.29	5.89	0.38	6.46
Calomys expulsus	8.19	0.28	3.47	8.83	0.33	3.69	12.06	0.43	3.55	8.95	0.47	5.29	6.85	0.47	6.85	4.39	0.28	6.34	3.12	0.59	18.86	4.90	0.31	6.25	3.51	0.56	15.81	4.09	0.36	8.69	2.02	0.15	7.55	5.75	0.36	6.32
Graomys griseoflavus	9.79	0.39	3.95	10.53	0.49	4.68	14.29	0.69	4.81	10.46	0.48	4.63	7.49	0.38	5.05	4.76	0.24	5.13	2.33	0.44	18.84	5.66	0.43	7.67	3.34	0.39	11.75	4.59	0.52	11.25	2.34	0.16	6.66	6.17	0.59	9.53
Loxodontomys micropus	9.72	0.34	3.46	10.29	0.35	3.44	13.85	0.53	3.86	10.58	0.38	3.59	7.83	0.29	3.73	5.42	0.24	4.47	3.09	0.32	10.45	5.99	0.38	6.40	3.62	0.38	10.37	4.47	0.44	9.88	2.94	0.17	5.79	5.80	0.33	5.64
Phyllotis darwini	9.57	0.37	3.87	9.75	0.37	3.75	13.44	0.58	4.33	9.88	0.51	5.14	7.16	0.50	6.97	4.85	0.24	5.05	3.25	0.51	15.66	5.59	0.39	7.04	3.24	0.28	8.53	4.22	0.39	9.24	2.19	0.18	8.12	6.02	0.49	8.14
Sigmodon hispidus	11.06	0.32	2.92	11.62	0.34	2.94	15.98	0.50	3.15	12.21	0.40	3.24	8.33	0																						

Continuação Tabela A4

	APET.BA			APET.TS			BA.EAM			EAM.ZYGO			ZYGO.TSP			LD.AS			BR.LD			OPI.LD			PT.AS			JP.AS			BA.OPI		
	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V	π	σ	C.V			
Abrothrix jelskii	4.06	0.24	6.02	4.58	0.18	4.00	6.72	0.20	2.95	4.54	0.32	7.11	4.22	0.32	7.51	6.65	0.25	3.79	7.79	0.51	6.55	4.22	0.35	8.33	8.08	0.44	5.50	5.16	0.29	5.60	5.01	0.25	4.91
Abrothrix longipilis	4.22	0.19	4.51	4.20	0.20	4.66	6.46	0.19	2.90	4.22	0.33	7.70	4.27	0.30	7.12	7.15	0.26	3.62	8.12	0.51	6.33	4.59	0.35	7.54	8.31	0.42	5.07	4.91	0.30	6.09	5.01	0.29	5.72
Chelemys macronyx	4.72	0.24	5.00	4.70	0.19	4.12	7.25	0.21	2.85	5.06	0.27	5.28	5.25	0.29	5.56	7.06	0.35	4.90	8.84	0.55	6.21	4.67	0.38	8.06	10.13	0.42	4.19	5.33	0.35	6.59	5.21	0.28	5.35
Geoxus valdivianus	3.98	0.24	5.94	4.22	0.16	3.70	6.13	0.21	3.49	4.11	0.28	6.79	3.81	0.35	9.08	7.30	0.27	3.73	8.04	0.52	6.45	3.82	0.37	9.63	7.94	0.32	3.98	4.61	0.35	7.57	4.81	0.23	4.86
Akodon cursor	4.56	0.28	6.05	4.30	0.23	5.29	6.38	0.21	3.36	5.04	0.44	8.82	5.00	0.35	7.10	6.94	0.27	3.89	7.77	0.54	6.94	4.60	0.37	8.12	8.87	0.42	4.73	5.31	0.38	7.09	4.92	0.26	5.35
Oxymycterus angularis	5.13	0.34	6.55	4.50	0.28	6.31	7.39	0.28	3.82	6.33	0.52	8.26	4.49	0.41	9.23	8.91	0.30	3.39	8.85	0.67	7.55	5.87	0.47	7.94	9.33	0.53	5.66	5.67	0.40	7.06	5.17	0.31	6.04
Scapteromys tumidus	6.18	0.29	4.62	5.35	0.26	4.88	8.26	0.25	3.01	6.99	0.41	5.89	6.23	0.40	6.49	8.63	0.30	3.51	11.65	0.85	7.33	6.02	0.52	8.66	11.58	0.83	7.17	6.36	0.38	6.00	5.72	0.22	3.90
Thaptomys nigrita	3.88	0.25	6.47	3.77	0.25	6.77	5.64	0.18	3.25	4.40	0.44	9.94	4.14	0.33	8.05	5.92	0.28	4.74	6.64	0.52	7.89	3.71	0.35	9.45	7.75	0.48	6.20	4.27	0.34	7.91	3.97	0.30	7.56
Neusticomys monticolus	4.55	0.37	8.05	3.92	0.23	5.87	6.33	0.16	2.52	5.60	0.56	9.92	3.71	0.57	15.46	7.07	0.20	2.83	7.15	0.73	10.19	3.57	0.30	8.53	8.20	0.46	5.61	4.78	0.23	4.89	4.77	0.29	6.12
Aegialomys xanthaeolus	5.27	0.38	7.14	4.11	0.30	7.20	7.00	0.30	4.30	5.77	0.46	7.96	4.64	0.36	7.75	6.85	0.33	4.87	9.44	0.55	5.81	4.49	0.48	10.62	10.10	0.65	6.42	5.36	0.28	5.23	4.37	0.25	5.75
Cerradomys langguthi	5.22	0.30	5.76	4.44	0.22	4.97	7.09	0.20	2.81	6.46	0.50	7.77	5.16	0.30	5.87	6.94	0.28	4.04	9.27	0.72	7.73	4.84	0.43	8.97	11.52	0.68	5.93	5.62	0.34	5.96	4.32	0.30	7.04
Handleyomys alfaro	4.10	0.19	4.58	3.58	0.17	4.67	5.93	0.15	2.58	4.51	0.25	5.50	3.70	0.24	6.60	6.20	0.26	4.15	7.89	0.38	4.84	3.54	0.37	10.48	7.17	0.56	7.86	4.76	0.24	4.97	4.18	0.21	4.91
Holochilus brasiliensis	6.07	0.39	6.48	5.17	0.28	5.49	8.09	0.23	2.89	7.55	0.40	5.36	6.35	0.39	6.21	7.25	0.37	5.15	11.37	0.81	7.10	5.41	0.46	8.49	13.79	0.77	5.55	6.36	0.48	7.59	5.10	0.22	4.33
Melanomys idoneus	4.68	0.25	5.38	3.57	0.18	4.98	6.55	0.23	3.57	5.86	0.45	7.75	4.37	0.27	6.19	6.74	0.29	4.37	9.37	0.47	5.05	4.76	0.36	7.47	9.26	0.36	3.90	5.26	0.27	5.21	4.58	0.25	5.49
Microryzomys minutus	3.47	0.25	7.11	3.05	0.17	5.64	5.29	0.18	3.32	3.91	0.36	9.16	3.01	0.20	6.80	5.70	0.20	3.55	7.29	0.40	5.42	2.97	0.29	9.86	7.41	0.31	4.20	3.71	0.20	5.50	3.77	0.17	4.41
Neacomys sp	3.12	0.19	6.06	3.09	0.15	5.00	5.07	0.14	2.68	3.82	0.31	8.09	2.94	0.22	7.59	5.71	0.21	3.75	6.77	0.39	5.80	3.14	0.30	9.58	6.33	0.29	4.57	4.03	0.23	5.69	3.80	0.18	4.69
Nectomys squamipes	6.68	0.43	6.49	5.19	0.25	4.87	8.92	0.34	3.77	9.20	0.59	6.44	7.39	0.54	7.29	8.88	0.44	4.90	12.52	0.78	6.19	6.82	0.51	7.46	14.75	1.08	7.31	6.30	0.49	7.75	5.12	0.35	6.78
Nephelomys devius	5.31	0.30	5.70	4.53	0.24	5.33	7.31	0.21	2.84	6.79	0.58	8.60	5.54	0.36	6.52	7.40	0.29	3.99	10.89	0.59	5.45	4.48	0.42	9.34	11.44	0.56	4.88	6.04	0.33	5.47	4.94	0.24	4.76
Oecomys bicolor	4.29	0.23	5.32	3.54	0.24	6.71	6.19	0.22	3.55	4.92	0.32	6.50	3.88	0.26	6.78	6.56	0.32	4.84	9.22	0.62	6.77	3.22	0.40	12.33	8.88	0.49	5.55	4.52	0.22	4.96	4.15	0.20	4.76
Oecomys roberti	4.87	0.29	6.02	4.11	0.24	5.89	6.87	0.22	3.27	5.58	0.43	7.75	4.68	0.37	7.83	7.03	0.29	4.19	10.33	0.68	6.58	3.77	0.36	9.56	10.48	0.74	7.09	5.04	0.33	6.46	4.40	0.27	6.07
Oryzomys couesi	4.47	0.28	6.29	3.90	0.16	4.15	6.46	0.19	2.94	5.38	0.38	7.04	4.24	0.29	6.77	6.73	0.25	3.77	8.29	0.42	5.07	4.15	0.29	7.06	8.79	0.64	7.25	5.16	0.28	5.44	4.63	0.22	4.67
Sigmodontomys alfari	5.11	0.33	6.48	4.13	0.27	6.43	7.14	0.28	3.93	7.17	0.47	6.63	5.46	0.39	7.18	6.65	0.37	5.54	9.96	0.54	5.43	5.34	0.45	8.39	11.36	0.71	6.25	6.08	0.34	5.59	4.37	0.27	6.15
Transandinomys talamancæ	4.87	0.30	6.08	3.78	0.17	4.55	6.56	0.21	3.23	5.55	0.37	6.63	4.42	0.37	8.33	6.56	0.24	3.66	8.93	0.51	5.73	4.02	0.31	7.61	8.45	0.73	8.68	5.10	0.30	5.97	4.27	0.21	5.00
Zygodontomys brevicauda	4.85	0.24	4.95	3.80	0.23	6.01	6.50	0.21	3.18	5.25	0.38	7.19	4.38	0.38	8.60	7.01	0.28	3.98	8.08	0.56	6.93	4.58	0.40	8.81	9.07	0.52	5.77	5.46	0.36	6.54	4.58	0.28	6.04
Auliscomys pictus	4.73	0.29	6.06	4.71	0.22	4.67	7.30	0.27	3.64	5.71	0.42	7.38	4.87	0.31	6.46	5.84	0.30	5.19	8.82	0.40	4.49	4.76	0.38	8.01	8.93	0.58	6.46	5.66	0.26	4.53	4.55	0.31	6.84
Calomys expulsus	4.24	0.27	6.48	3.71	0.17	4.46	5.97	0.23	3.92	4.19	0.34	8.06	4.16	0.34	8.15	5.75	0.21	3.69	7.40	0.43	5.86	4.09	0.55	13.45	8.02	0.44	5.43	5.01	0.33	6.53	4.17	0.39	9.33
Graomys griseoflavus	4.87	0.35	7.19	4.83	0.20	4.17	7.28	0.29	4.00	5.78	0.35	6.07	4.66	0.45	9.60	6.90	0.32	4.59	9.48	0.55	5.79	4.33	0.44	10.08	9.84	0.50	5.12	5.67	0.39	6.85	4.87	0.25	5.05
Loxodontomys micropus	4.79	0.29	6.14	4.89	0.22	4.43	7.45	0.22	2.98	5.66	0.26	4.52	4.49	0.44	9.72	6.62	0.23	3.48	9.42	0.51	5.44	4.35	0.45	10.25	10.01	0.42	4.17	5.39	0.36	6.65	4.78	0.21	4.39
Phyllotis darwini	4.94	0.37	7.42	4.77	0.16	3.36	7.41	0.29	3.94	6.05	0.38	6.24	4.36	0.42	9.76	6.89	0.33	4.82	9.41	0.56	5.96	4.31	0.38	8.74	9.18	0.43	4.74	5.36	0.31	5.72	4.89	0.30	6.23
Sigmodon hispidus	6.07	0.35	5.73	4.55	0.18	3.92	7.58	0.21	2.82	6.21	0.27	4.40	5.67	0.28	5.02	7.76	0.25	3.28	8.99	0.60	6.72	6.39	0.49	7.67	11.22	0.41	3.61	6.05	0.33	5.39	4.44	0.30	6.73
Aepeomys lugens	4.29	0.20	4.75	4.17	0.22	5.26	6.62	0.17	2.53	4.60	0.38	8.33	4.18	0.27	6.38	7.44	0.26	3.53	8.83	0.54	6.13	3.90	0.42	10.72	8.40	0.36	4.25	4.90	0.30	6.22	5.03	0.24	4.74
Rhipidomys macconnelli	4.71	0.24	5.10	4.43	0.15	3.41	6.87	0.19	2.77	5.74	0.33	5.80	4.65	0.32	6.86	6.83	0.24	3.46	10.55	0.59	5.64	3.45	0.31	9.08	10.63	0.38	3.60	5.22	0.19	3.66	4.55	0.18	4.05
Rhipidomys macrurus	5.62	0.35	6.26	4.29	0.24	5.48	7.43	0.27	3.67	6.54	0.51	7.73	5.26	0.32	6.15																		

8.5 Anexo

Tabela A5. Razão de divergência dos caracteres cranianos dos Sigmodontinae, obtido pelo método de SRD.

	IS.PM	IS.NSL	IS.PNS	PM.ZS	PM.ZI	PM.MT	NSL.NA	NSL.ZS	NSL.ZI	NA.BR	NA.PNS	BR.PT	BR.APET	PT.APET	PT.BA	PT.EAM	PT.ZYGO	PT.TSP	ZS.ZI	ZI.MT	ZI.ZYGO	ZI.TSP	MT.PNS	PNS.APET	APET.BA	APET.TS	BA.EAM	EAM.ZYGO	ZYGO.TSP	LD.AS	BR.ID	OPI.LD	PT.AS	JP.AS	BA.OPI
<i>Abrothrix jelskii</i>	1	3	0	0	0	1	2	0	0	15	1	37	4	0	0	0	0	14	28	0	29	0	26	1	2	21	2	12	5	17	17	9	0	3	33
<i>Abrothrix longipilis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	5	0	36	2	0	0	0	0	5	38	0	36	0	24	1	2	22	2	4	3	38	7	6	0	2	31
<i>Chelemys macronyx</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	9	0	35	3	0	0	0	0	5	24	0	34	0	31	1	1	17	2	5	5	38	7	28	0	4	32
<i>Geoxus valdivianus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	35	1	37	2	0	0	0	1	7	28	0	34	0	30	21	1	27	2	2	3	37	38	4	0	2	30
<i>Akodon cursor</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	6	0	38	18	0	0	0	1	10	24	0	35	0	29	3	4	23	4	6	2	36	18	8	0	7	38
<i>Oxymycterus angularis</i>	1	2	0	0	0	1	1	0	0	3	0	31	3	0	0	0	1	37	19	0	35	0	38	0	1	36	2	5	4	36	34	6	0	2	30
<i>Scapteromys tumidus</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	7	0	35	2	0	0	0	0	9	35	0	32	0	38	0	1	38	38	8	1	13	33	4	0	1	37
<i>Thaptomys nigrita</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	30	0	38	3	0	0	0	0	7	27	0	38	0	34	0	6	18	2	5	15	11	23	13	3	1	30
<i>Neusticomys monticolus</i>	0	38	0	0	0	31	0	0	0	13	1	36	1	0	0	0	1	37	38	1	35	0	22	2	29	38	1	31	2	27	7	6	0	1	37
<i>Aegialomys xantheolus</i>	1	1	0	0	0	0	2	0	0	5	0	31	3	1	0	0	1	5	23	0	38	0	35	1	0	38	2	5	8	13	24	11	0	10	35
<i>Cerradomys langguthi</i>	0	2	0	0	0	1	10	0	0	5	0	29	3	0	0	0	0	5	23	0	37	0	38	2	5	34	2	5	2	15	19	17	0	8	31
<i>Handleyomys alfaroi</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	7	0	38	2	0	0	0	0	4	38	0	28	0	38	1	2	21	2	6	1	14	19	6	0	3	38
<i>Holochilus brasiliensis</i>	1	2	0	0	0	1	0	0	0	30	0	36	14	0	0	0	0	4	23	0	33	0	35	0	2	26	33	13	1	20	11	38	0	6	36
<i>Melanomys idoneus</i>	1	1	0	0	0	1	4	0	0	8	0	38	3	0	0	0	0	5	26	0	36	0	34	2	1	38	2	4	2	16	11	16	0	3	35
<i>Microryzomys minutus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	11	0	38	3	0	0	0	1	5	36	0	38	0	24	1	1	38	2	8	6	11	15	13	1	3	36
<i>Neacomys sp</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	16	0	38	3	0	0	0	0	7	32	0	38	0	37	8	2	30	2	4	2	12	10	14	0	4	38
<i>Nectomys squamipes</i>	1	1	0	0	0	1	3	0	0	14	0	33	4	0	0	0	0	5	30	0	33	0	23	1	1	20	2	5	3	16	18	14	0	6	36
<i>Nephelomys devius</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	11	0	37	3	0	0	0	1	4	33	0	28	0	38	1	0	38	2	4	3	25	15	13	0	4	33
<i>Oecomys bicolor</i>	0	1	0	0	0	1	7	0	0	8	0	32	3	0	0	0	0	34	33	0	33	0	20	1	1	21	2	3	6	37	12	8	0	5	36
<i>Oecomys roberti</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	31	3	0	0	0	1	8	35	0	36	0	28	1	3	32	2	6	3	21	11	17	0	6	38
<i>Oryzomys couesi</i>	1	1	0	0	0	1	2	0	0	5	0	37	3	0	0	0	1	5	28	0	37	0	37	0	1	38	2	4	3	15	10	8	0	8	37
<i>Sigmodontomys alfari</i>	1	1	0	0	0	1	3	0	0	13	0	33	4	0	0	0	0	5	28	0	30	0	26	2	1	22	2	5	4	18	18	12	0	4	34
<i>Transandinomys talamancæ</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	7	0	38	3	0	0	0	1	6	26	0	36	0	22	2	2	22	2	4	1	19	8	7	0	4	37
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	6	0	38	3	0	0	0	0	6	33	0	33	0	27	2	2	20	2	6	4	18	16	21	1	7	38
<i>Auliscomys pictus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	5	0	37	2	0	0	0	1	4	38	0	38	0	38	0	0	25	2	5	2	38	8	4	0	38	38
<i>Calomys expulsus</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	38	2	0	0	0	1	4	21	0	38	0	38	2	1	27	3	4	14	18	38	11	0	3	38
<i>Graomys griseoflavus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	4	0	29	3	0	0	0	1	12	36	0	33	0	38	1	1	37	2	6	1	31	17	13	1	3	31
<i>Loxodontomys micropus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	5	0	38	2	0	0	0	0	3	23	0	30	0	38	1	1	38	1	5	1	13	16	7	0	2	30
<i>Phyllotis darwini</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	38	2	0	0	0	0	8	27	0	38	0	38	1	2	37	2	5	2	16	9	11	0	5	38
<i>Sigmodon hispidus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	10	0	37	3	0	0	0	1	14	26	0	33	0	37	15	0	38	2	35	22	21	18	13	0	2	38
<i>Aepeomys lugens</i>	4	1	0	0	0	1	1	0	0	5	0	38	36	0	0	0	1	37	31	0	32	0	38	0	1	26	2	5	3	36	36	17	0	2	38
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	3	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	38	3	0	0	0	0	12	36	0	35	0	38	1	1	37	2	10	3	15	6	34	0	4	38
<i>Rhipidomys macrurus</i>	1	1	0	0	0	1	3	0	0	7	1	37	3	1	0	0	1	6	37	0	29	0	23	1	1	24	2	2	2	20	11	12	0	31	36
<i>Thomasomys aureus</i>	2	1	0	0	0	1	1	0	0	4	0	35	4	0	0	0	0	6	26	0	28	0	26	1	3	20	2	6	7	15	17	32	1	7	30
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	23	1	0	0	0	1	0	0	0	5	0	35	2	0	0	0	0	9	30	0	36	0	21	2	2	35	2	5	7	15	27	7	0	2	37
<i>Chinchillula sahamae</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	36	1	0	0	0	0	3	36	0	28	0	38	0	1	38	2	18	1	35	6	38	0	1	30
<i>Delomys dorsalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	25	0	37	3	0	0	0	0	15	20	1	31	0	25	1	1	38	2	32	2	20	6	31	0	6	36
<i>Irenomys tarsalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7	0	36	2	0	0	0	0	3	38	0	26	0	38	0	0	14	1	38	1	34	15	38	0	2	31
<i>Neotomys ebriosus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	33	37	2	0	0	16	19	9	0	37	0	26	2	8	38	3	2	37	36	33	3	1	22	37

8.6 Anexo

Tabela A6. Correlações entre os primeiros componentes principais entre as 39 espécies de roedores sigmodontíneos. A primeira coluna representa as correlações entre o primeiro componente principal de cada espécie e um vetor isométrico.

	iso	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1. <i>Abrothrix jelskii</i>	0.86	0.986	0.951	0.959	0.909	0.997	0.945	0.995	0.971	1.000	0.953	0.955	0.971	0.975	0.960	0.971	0.961	0.979	0.972	0.956	0.965	0.973	0.978	0.980	0.964	0.925	0.962	0.961	0.943	0.956	0.951	0.916	0.958	0.967	0.914	0.974	0.945	0.972	0.947	0.884
2. <i>Abrothrix longipilis</i>	0.80	0.937	0.985	0.957	0.954	0.986	0.938	0.985	0.956	1.001	0.947	0.936	0.939	0.976	0.962	0.972	0.959	0.959	0.959	0.929	0.959	0.953	0.953	0.953	0.962	0.957	0.974	0.950	0.950	0.960	0.953	0.944	0.933	0.944	0.905	0.941	0.942	0.954	0.960	0.937
3. <i>Chelemys macronyx</i>	0.81	0.945	0.942	0.985	0.888	0.962	0.942	0.982	0.977	0.975	0.932	0.917	0.913	0.985	0.952	0.970	0.957	0.962	0.965	0.933	0.945	0.945	0.956	0.952	0.975	0.927	0.949	0.957	0.951	0.974	0.978	0.905	0.978	0.940	0.907	0.933	0.958	0.999	0.964	0.936
4. <i>Geoxus valdivianus</i>	0.78	0.895	0.938	0.873	0.982	0.943	0.905	0.944	0.896	0.955	0.896	0.859	0.900	0.924	0.916	0.932	0.921	0.917	0.915	0.862	0.896	0.883	0.907	0.886	0.944	0.903	0.934	0.935	0.944	0.917	0.915	0.925	0.879	0.890	0.847	0.914	0.918	0.892	0.939	0.894
5. <i>Akodon cursor</i>	0.86	0.976	0.964	0.941	0.921	0.972	0.979	1.002	0.990	1.025	0.983	0.987	0.980	0.976	1.003	0.992	0.990	1.004	0.996	0.982	0.988	0.988	0.999	0.985	0.985	0.955	1.000	0.990	0.983	0.990	0.970	0.954	0.962	0.990	0.948	1.001	0.973	0.985	0.957	0.943
6. <i>Oxymycterus angularis</i>	0.78	0.930	0.922	0.926	0.888	0.956	0.982	0.985	0.958	0.977	0.990	0.941	0.927	0.941	0.963	0.966	0.947	0.972	0.965	0.967	0.947	0.963	0.977	0.947	0.962	0.955	0.981	0.982	0.984	0.987	0.984	0.982	0.956	0.965	0.921	0.968	0.974	0.966	0.949	0.999
7. <i>Scapteromys tumidus</i>	0.78	0.963	0.953	0.950	0.912	0.963	0.951	0.950	0.972	1.044	0.992	0.961	0.999	1.004	0.981	0.993	0.978	0.996	1.002	0.987	0.995	1.002	0.990	1.007	1.007	0.987	0.997	0.984	0.990	0.993	0.998	0.966	0.992	0.993	0.926	0.986	0.987	1.004	0.997	0.949
8. <i>Thaptomys nigrita</i>	0.89	0.953	0.938	0.958	0.877	0.965	0.938	0.936	0.976	0.989	0.955	0.963	0.945	0.968	0.978	0.978	0.991	0.983	0.968	0.966	0.961	0.950	0.977	0.957	0.973	0.942	0.971	0.982	0.958	0.979	0.963	0.932	0.959	0.964	0.938	0.976	0.931	0.980	0.946	0.940
9. <i>Neusticomys monticolus</i>	0.76	0.914	0.914	0.891	0.871	0.931	0.891	0.937	0.900	0.848	0.974	0.947	1.006	0.984	1.000	1.014	1.003	0.996	1.008	0.971	0.995	0.984	0.981	1.021	1.009	0.986	0.985	1.013	1.007	1.018	0.984	0.981	1.024	1.010	0.905	1.008	0.993	0.987	0.998	0.934
10. <i>Aegialomys xantheolus</i>	0.79	0.942	0.935	0.921	0.884	0.964	0.976	0.962	0.939	0.892	0.991	0.971	0.966	0.951	0.974	0.974	0.957	0.980	0.982	0.988	0.980	0.988	0.989	0.967	0.962	0.980	0.986	0.973	0.971	0.983	0.983	0.976	0.964	0.994	0.941	0.981	0.950	0.974	0.948	0.964
11. <i>Cerradomys langguthi</i>	0.84	0.939	0.919	0.901	0.842	0.962	0.922	0.927	0.941	0.862	0.956	0.979	0.972	0.958	0.977	0.940	0.957	0.976	0.981	0.994	0.990	0.981	0.979	0.966	0.939	0.950	0.968	0.944	0.927	0.950	0.933	0.904	0.921	0.970	0.977	0.962	0.917	0.961	0.896	0.902
12. <i>Handleyomys alfaroi</i>	0.81	0.957	0.924	0.899	0.885	0.959	0.911	0.966	0.927	0.918	0.954	0.954	0.984	0.957	0.961	0.950	0.967	0.966	0.977	0.984	0.989	0.982	0.969	0.995	0.959	0.953	0.973	0.940	0.946	0.946	0.942	0.917	0.943	0.979	0.919	0.978	0.907	0.958	0.927	0.874
13. <i>Holochilus brasiliensis</i>	0.80	0.954	0.954	0.963	0.902	0.947	0.918	0.965	0.942	0.892	0.932	0.933	0.935	0.970	0.968	0.972	0.970	0.978	0.986	0.958	0.982	0.971	0.975	0.974	0.983	0.953	0.961	0.962	0.959	0.976	0.984	0.909	0.970	0.953	0.934	0.937	0.960	1.002	0.973	0.913
14. <i>Melanomys idoneus</i>	0.84	0.947	0.948	0.938	0.901	0.981	0.947	0.949	0.960	0.914	0.962	0.960	0.946	0.946	0.985	0.989	0.983	0.997	0.998	0.980	0.980	0.970	0.994	0.962	0.973	0.953	0.973	0.982	0.983	0.989	0.972	0.935	0.958	0.982	0.955	0.976	0.960	0.985	0.945	0.939
15. <i>Microryzomys minutus</i>	0.80	0.958	0.958	0.956	0.917	0.971	0.951	0.961	0.960	0.927	0.963	0.924	0.936	0.951	0.975	0.987	0.973	0.988	0.981	0.955	0.968	0.970	0.984	0.964	0.978	0.964	0.965	0.997	0.982	0.987	0.986	0.977	0.987	0.981	0.915	0.971	0.961	0.988	0.983	0.954
16. <i>Neacomys sp</i>	0.85	0.950	0.947	0.945	0.908	0.971	0.934	0.949	0.974	0.920	0.949	0.943	0.955	0.951	0.972	0.962	0.991	0.986	0.976	0.963	0.970	0.952	0.979	0.969	0.979	0.941	0.982	0.972	0.977	0.983	0.970	0.922	0.957	0.963	0.913	0.979	0.928	0.980	0.940	0.924
17. <i>Nectomys squamipes</i>	0.85	0.970	0.949	0.952	0.906	0.987	0.960	0.968	0.969	0.914	0.972	0.963	0.955	0.961	0.987	0.978	0.978	0.994	0.990	0.978	0.980	0.980	1.000	0.974	0.984	0.958	0.982	0.988	0.981	0.988	0.976	0.946	0.965	0.985	0.938	0.991	0.966	0.992	0.956	0.948
18. <i>Nephelomys devius</i>	0.82	0.958	0.944	0.950	0.900	0.974	0.949	0.970	0.949	0.921	0.969	0.963	0.961	0.964	0.983	0.966	0.964	0.980	0.984	0.992	0.991	0.979	0.994	0.978	0.983	0.972	0.970	0.977	0.973	0.989	0.986	0.934	0.981	0.992	0.972	0.971	0.971	0.995	0.958	0.923
19. <i>Oecomys bicolor</i>	0.82	0.938	0.912	0.916	0.845	0.957	0.947	0.951	0.944	0.884	0.972	0.972	0.965	0.932	0.961	0.938	0.948	0.964	0.973	0.977	0.996	0.985	0.988	0.980	0.962	0.964	0.970	0.955	0.956	0.968	0.969	0.924	0.956	0.993	0.968	0.965	0.927	0.984	0.930	0.922
20. <i>Oecomys roberti</i>	0.82	0.953	0.947	0.933	0.883	0.969	0.933	0.965	0.945	0.912	0.971	0.975	0.976	0.962	0.968	0.956	0.960	0.972	0.978	0.979	0.990	0.992	0.983	0.987	0.972	0.967	0.969	0.961	0.957	0.972	0.970	0.922	0.965	0.988	0.955	0.967	0.942	0.988	0.951	0.906
21. <i>Oryzomys couesi</i>	0.79	0.962	0.941	0.934	0.870	0.969	0.949	0.972	0.934	0.901	0.978	0.966	0.969	0.952	0.958	0.958	0.943	0.972	0.967	0.968	0.982	0.990	0.981	0.991	0.961	0.965	0.983	0.955	0.955	0.969	0.965	0.941	0.959	0.983	0.927	0.976	0.947	0.986	0.942	0.935
22. <i>Sigmodontomys alfari</i>	0.84	0.966	0.940	0.944	0.894	0.979	0.962	0.960	0.960	0.898	0.979	0.964	0.956	0.955	0.982	0.972	0.969	0.992	0.981	0.971	0.972	0.971	0.989	0.973	0.973	0.965	0.974	0.983	0.976	0.985	0.984	0.957	0.967	0.991	0.952	0.984	0.959	0.988	0.948	0.957
23. <i>Transandinomys talamancae</i>	0.80	0.969	0.942	0.940	0.874	0.967	0.934	0.977	0.941	0.936	0.958	0.951	0.982	0.956	0.951	0.953	0.960	0.967	0.966	0.965	0.978	0.982	0.963	0.991	0.968	0.957	0.980	0.952	0.956	0.965	0.957	0.924	0.966	0.976	0.907	0.977	0.929	0.979	0.944	0.908
24. <i>Zygodontomys brevicauda</i>	0.83	0.954	0.951	0.964	0.932	0.967	0.949	0.978	0.958	0.926	0.953	0.925	0.948	0.964	0.962	0.968	0.971	0.977	0.972	0.947	0.964	0.953	0.964	0.960	0.992	0.958	0.976	0.984	0.984	0.986	0.986	0.936	0.975	0.968	0.917	0.972	0.975	0.993	0.986	0.940
25. <i>Auliscomys pictus</i>	0.75	0.912	0.942	0.913	0.888	0.934	0.939	0.954	0.923	0.900	0.968	0.933	0.938	0.932	0.938	0.950	0.929	0.948	0.957	0.946	0.955	0.952	0.952	0.945	0.947	0.984	0.959	0.960	0.943	0.963	0.961	0.985	0.954	0.975	0.930	0.952	0.929	0.952	0.952	0.965
26. <i>Calomys expulsus</i>	0.82	0.940	0.951	0.927	0.911	0.970	0.957	0.957	0.945	0.893	0.966	0.943	0.951	0.932	0.951	0.944	0.962	0.964	0.947	0.944	0.949	0.964	0.954	0.960	0.957	0.937	0.969	0.967	0.982	0.979	0.964	0.952	0.936	0.970	0.910	0.999	0.945	0.971	0.939	0.968
27. <i>Graomys griseoflavus</i>	0.82	0.949	0.937	0.945	0.921	0.970	0.967	0.954	0.964	0.927	0.963	0.929	0.927	0.942	0.969	0.984	0.962	0.979	0.963	0.939	0.950	0.944	0.971	0.941	0.974	0.947	0.946	0.988	0.988	0.992	0.983	0.980	0.979	0.976	0.926	0.978	0.974	0.977	0.978	0.967
28. <i>Loxodontomys micropus</i>	0.80	0.932	0.937	0.939	0.930	0.963	0.969	0.960	0.942	0.923	0.961	0.912	0.934	0.940	0.971	0.970	0.968	0.973	0.960	0.940	0.947	0.945	0.965	0.946	0.975															

8.7 Anexo

Tabela A7. Porcentagem de variação explicada pelo primeiro componente principal (PC1 - tamanho), valores de flexibilidade, índice de restrição e magnitude geral da integração dos sigmodontíneos e demais mamíferos.

SIGMODONTINAE					OUTROS MAMÍFEROS (Marroig <i>et al.</i> , 2009)				
Especies	PC1 (%)	Flexibilidade	Restrição	r ²	Especies	PC1 (%)	Flexibilidade	Restrição	r ²
<i>Abrothrix jelskii</i>	49	0.41	0.79	0.17	<i>Didelphimorphia</i>	68	0.30	0.89	0.35
<i>Abrothrix longipilis</i>	44	0.42	0.76	0.15	<i>Paucituberculata</i>	61	0.33	0.85	0.15
<i>Chelemys macronyx</i>	42	0.44	0.77	0.12	<i>Dasyuromorpha</i>	64	0.32	0.88	0.28
<i>Geoxus valdivianus</i>	44	0.41	0.76	0.16	<i>Diprotodontia</i>	76	0.27	0.92	0.39
<i>Akodon cursor</i>	42	0.43	0.75	0.14	<i>Peramelimorpha</i>	80	0.26	0.93	0.44
<i>Oxymycterus angularis</i>	49	0.39	0.80	0.15	<i>Hyracoidea</i>	67	0.30	0.89	0.26
<i>Scapteromys tumidus</i>	38	0.42	0.68	0.10	<i>Macroscelide</i>	30	0.49	0.65	0.07
<i>Thaptomys nigrita</i>	38	0.45	0.73	0.14	<i>Cingulata</i>	64	0.31	0.88	0.17
<i>Neusticomys monticolus</i>	39	0.37	0.66	0.15	<i>Scandentia</i>	29	0.46	0.58	0.09
<i>Aegialomys xanthaeolus</i>	52	0.39	0.83	0.16	<i>Lagomorpha</i>	55	0.36	0.84	0.19
<i>Cerradomys langguthi</i>	43	0.40	0.74	0.15	<i>Carnivora</i>	54	0.36	0.82	0.21
<i>Handleyomys alfaroi</i>	48	0.39	0.79	0.15	<i>Perissodactyla</i>	36	0.46	0.69	0.10
<i>Holochilus brasiliensis</i>	39	0.44	0.71	0.11	<i>Artiodactyla</i>	41	0.42	0.74	0.11
<i>Melanomys idoneus</i>	49	0.40	0.80	0.17	<i>Rodentia</i>	33	0.49	0.68	0.09
<i>Microryzomys minutus</i>	46	0.42	0.76	0.15	<i>Gorilla</i>	33	0.49	0.68	0.07
<i>Neacomys sp</i>	42	0.44	0.78	0.14	<i>Homo</i>	24	0.58	0.58	0.05
<i>Nectomys squamipes</i>	65	0.30	0.87	0.29	<i>Pan</i>	25	0.57	0.59	0.06
<i>Nephelomys devius</i>	45	0.41	0.75	0.15	<i>Papio</i>	65	0.31	0.89	0.23
<i>Oecomys bicolor</i>	41	0.42	0.75	0.12	<i>Alouatta</i>	42	0.43	0.77	0.15
<i>Oecomys roberti</i>	50	0.40	0.80	0.16	<i>Cebus</i>	32	0.44	0.61	0.12
<i>Oryzomys couesi</i>	55	0.36	0.83	0.17	<i>Callithrix</i>	23	0.54	0.55	0.07
<i>Sigmodontomys alfari</i>	55	0.35	0.82	0.21					
<i>Transandinomys talamancae</i>	49	0.39	0.80	0.15					
<i>Zygodontomys brevicauda</i>	61	0.34	0.87	0.23					
<i>Auliscomys pictus</i>	40	0.46	0.74	0.10					
<i>Calomys expulsus</i>	39	0.45	0.72	0.12					
<i>Graomys griseoflavus</i>	49	0.41	0.80	0.15					
<i>Loxodontomys micropus</i>	47	0.42	0.78	0.15					
<i>Phyllotis darwini</i>	44	0.43	0.76	0.13					
<i>Sigmodon hispidus</i>	40	0.44	0.74	0.10					
<i>Aepeomys lugens</i>	29	0.51	0.63	0.08					
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	43	0.43	0.76	0.11					
<i>Rhipidomys macrurus</i>	49	0.39	0.80	0.17					
<i>Thomasomys aureus</i>	61	0.34	0.86	0.25					
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	34	0.49	0.69	0.10					
<i>Chinchillula sahamae</i>	48	0.38	0.78	0.15					
<i>Delomys dorsalis</i>	40	0.43	0.73	0.11					
<i>Irenomys tarsalis</i>	49	0.38	0.78	0.15					
<i>Neotomys ebriosus</i>	29	0.48	0.63	0.08					

8.8 Anexo - Gráficos referentes à análise de rarefação para *Neacomys* sp.

Figura A8a - Gráfico de rarefação para a espécie *Neacomys* sp. No eixo x estão as reamostragens a partir de uma amostra total de 98 indivíduos. No eixo y estão os valores de similaridade para matrizes de covariância estimadas por *Krzanowski*.

Figura A8b - Gráfico de rarefação para a espécie *Neacomys* sp. No eixo x estão as reamostragens a partir de uma amostra total de 98 indivíduos. No eixo y estão os valores de similaridade para matrizes de covariância estimadas por *Random Skewers*.

8.9 Anexo

Primeiro componente principal de cada espécie. As espécies estão representada pelos seguintes números: 1: *Abrothrix jelskii*, 2: *Abrothrix longipilis*, 3: *Chelemys macronyx*, 4: *Geoxus valdivianus*, 5: *Akodon cursor*, 6: *Oxymycterus angularis*, 7: *Scapteromys tumidus*, 8: *Thaptomys nigrita*, 9: *Neusticomys monticolus*, 10: *Aegialomys xanthaeolus*, 11: *Cerradomys languthi*, 12: *Handleyomys alfaroi*, 13: *Holochilus brasiliensis*, 14: *Melanomys idoneus*, 15: *Microryzomys minutus*, 16: *Neacomys* sp, 17: *Nectomys squamipes*, 18: *Nephelomys devius*, 19: *Oecomys bicolor*, 20: *Oecomys roberti*, 21: *Oryzomys couesi*, 22: *Sigmodontomys alfari*, 23: *Transandinomys talamancae*, 24: *Zygodontomys brevicauda*, 25: *Auliscomys pictus*, 26: *Calomys expulsus*, 27: *Graomys griseoflavus*, 28: *Loxodontomys micropus*, 29: *Phyllotis darwini*, 30: *Sigmodon hispidus*, 31: *Aepeomys lugens*, 32: *Rhipidomys macconnelli*, 33: *Rhipidomys macrurus*, 34: *Thomasomys aureus*, 35: *Wiedomys pyrrhorhinos*, 36: *Chinchillula sahamae*, 37: *Delomys dorsalis*, 38: *Irenomys tarsalis*, 39: *Neotomys ebriosus*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
IS.PM	-0.111	-0.222	-0.092	-0.151	-0.165	-0.103	-0.102	-0.133	-0.18	-0.098	-0.092	-0.072	-0.137	-0.152	-0.142	-0.139	-0.127	-0.089	-0.099	-0.136	-0.094	-0.123	-0.097	-0.097	-0.083	-0.085	-0.105	-0.125	-0.139	-0.121	-0.103	-0.079	-0.094	-0.087	-0.085	-0.127	-0.099	-0.126	-0.134
IS.NSL	-0.072	-0.07	-0.085	-0.17	-0.124	-0.061	-0.083	-0.111	-0.013	-0.111	-0.128	-0.118	-0.079	-0.183	-0.162	-0.157	-0.181	-0.119	-0.144	-0.152	-0.103	-0.151	-0.083	-0.195	-0.131	-0.11	-0.17	-0.166	-0.11	-0.115	-0.102	-0.09	-0.136	-0.107	-0.145	-0.111	-0.16	-0.162	-0.128
IS.PNS	-0.254	-0.342	-0.278	-0.327	-0.272	-0.269	-0.267	-0.243	-0.199	-0.243	-0.28	-0.226	-0.354	-0.308	-0.253	-0.272	-0.286	-0.286	-0.229	-0.279	-0.244	-0.315	-0.214	-0.274	-0.262	-0.225	-0.257	-0.277	-0.275	-0.302	-0.251	-0.214	-0.211	-0.296	-0.169	-0.338	-0.278	-0.265	-0.272
PM.ZS	-0.198	-0.2	-0.205	-0.251	-0.172	-0.224	-0.27	-0.186	-0.232	-0.244	-0.16	-0.242	-0.245	-0.181	-0.214	-0.156	-0.178	-0.24	-0.224	-0.229	-0.204	-0.21	-0.228	-0.252	-0.301	-0.209	-0.222	-0.221	-0.217	-0.262	-0.27	-0.259	-0.243	-0.227	-0.209	-0.232	-0.193	-0.276	-0.231
PM.ZI	-0.208	-0.219	-0.291	-0.237	-0.203	-0.32	-0.279	-0.236	-0.207	-0.269	-0.218	-0.221	-0.249	-0.212	-0.205	-0.218	-0.226	-0.239	-0.265	-0.243	-0.263	-0.229	-0.251	-0.289	-0.279	-0.274	-0.246	-0.284	-0.292	-0.29	-0.241	-0.246	-0.226	-0.246	-0.234	-0.296	-0.272	-0.263	-0.364
PM.MT	-0.148	-0.12	-0.213	-0.123	-0.138	-0.16	-0.168	-0.144	-0.041	-0.14	-0.159	-0.116	-0.195	-0.135	-0.116	-0.125	-0.168	-0.18	-0.165	-0.132	-0.131	-0.194	-0.131	-0.167	-0.151	-0.135	-0.162	-0.135	-0.148	-0.176	-0.147	-0.144	-0.135	-0.26	-0.139	-0.201	-0.189	-0.143	-0.216
NSL.NA	-0.312	-0.205	-0.313	-0.22	-0.245	-0.281	-0.246	-0.284	-0.23	-0.228	-0.125	-0.145	-0.206	-0.228	-0.329	-0.229	-0.28	-0.199	-0.121	-0.132	-0.222	-0.273	-0.212	-0.235	-0.205	-0.194	-0.302	-0.243	-0.261	-0.256	-0.34	-0.298	-0.199	-0.089	-0.28	-0.284	-0.233	-0.289	-0.323
NSL.ZS	-0.32	-0.366	-0.326	-0.336	-0.327	-0.353	-0.373	-0.326	-0.416	-0.398	-0.308	-0.366	-0.348	-0.325	-0.41	-0.353	-0.33	-0.365	-0.357	-0.374	-0.345	-0.341	-0.359	-0.364	-0.425	-0.324	-0.398	-0.359	-0.367	-0.413	-0.453	-0.448	-0.406	-0.319	-0.33	-0.331	-0.353	-0.432	-0.317
NSL.ZI	-0.352	-0.403	-0.413	-0.341	-0.394	-0.465	-0.394	-0.392	-0.39	-0.432	-0.389	-0.345	-0.377	-0.38	-0.413	-0.418	-0.4	-0.381	-0.408	-0.386	-0.412	-0.376	-0.389	-0.412	-0.401	-0.431	-0.427	-0.44	-0.446	-0.452	-0.428	-0.436	-0.394	-0.349	-0.364	-0.415	-0.441	-0.418	-0.461
NA.BR	-0.143	-0.126	-0.069	-0.045	-0.203	-0.194	-0.13	-0.129	-0.095	-0.246	-0.3	-0.183	-0.049	-0.2	-0.12	-0.094	-0.166	-0.219	-0.253	-0.211	-0.198	-0.195	-0.141	-0.083	-0.209	-0.131	-0.124	-0.082	-0.144	-0.105	-0.182	-0.125	-0.225	-0.355	-0.18	-0.158	-0.103	-0.068	-0.117
NA.PNS	-0.17	-0.138	-0.117	-0.185	-0.159	-0.132	-0.13	-0.184	-0.056	-0.172	-0.237	-0.174	-0.224	-0.219	-0.189	-0.173	-0.171	-0.222	-0.21	-0.166	-0.18	-0.179	-0.131	-0.129	-0.174	-0.144	-0.16	-0.14	-0.157	-0.168	-0.125	-0.121	-0.147	-0.258	-0.107	-0.094	-0.173	-0.114	-0.097
BR.PT	-0.026	0.09	0.054	0.079	-0.018	-0.061	0.059	-0.073	0.016	-0.057	-0.105	-0.023	0.024	0.001	0.034	-0.048	-0.035	-0.001	-0.055	-0.052	-0.019	-0.062	0.003	-0.005	0	-0.013	-0.062	0.013	-0.02	-0.021	-0.006	-0.001	-0.034	-0.057	-0.092	-0.021	0.017	0.052	-0.041
BR.APET	-0.121	-0.09	-0.12	-0.104	-0.085	-0.1	-0.096	-0.175	-0.07	-0.083	-0.114	-0.107	-0.168	-0.099	-0.07	-0.162	-0.122	-0.109	-0.113	-0.107	-0.05	-0.094	-0.111	-0.11	-0.112	-0.104	-0.101	-0.107	-0.105	-0.088	-0.015	-0.094	-0.086	-0.138	-0.108	-0.055	-0.116	-0.137	0
PT.APET	-0.181	-0.162	-0.141	-0.144	-0.172	-0.133	-0.164	-0.18	-0.122	-0.144	-0.205	-0.179	-0.19	-0.156	-0.151	-0.177	-0.186	-0.157	-0.187	-0.19	-0.163	-0.174	-0.191	-0.159	-0.126	-0.171	-0.162	-0.136	-0.123	-0.11	-0.083	-0.127	-0.167	-0.138	-0.167	-0.097	-0.142	-0.167	-0.065
PT.BA	-0.256	-0.179	-0.203	-0.163	-0.256	-0.204	-0.203	-0.222	-0.218	-0.244	-0.27	-0.283	-0.223	-0.26	-0.226	-0.235	-0.242	-0.221	-0.26	-0.269	-0.277	-0.264	-0.273	-0.188	-0.144	-0.246	-0.23	-0.262	-0.231	-0.199	-0.162	-0.226	-0.267	-0.205	-0.265	-0.16	-0.236	-0.173	-0.158
PT.EAM	-0.288	-0.246	-0.182	-0.177	-0.249	-0.145	-0.248	-0.174	-0.238	-0.183	-0.255	-0.317	-0.217	-0.203	-0.182	-0.196	-0.204	-0.208	-0.213	-0.23	-0.267	-0.197	-0.301	-0.193	-0.191	-0.254	-0.146	-0.158	-0.15	-0.152	-0.136	-0.158	-0.188	-0.16	-0.225	-0.16	-0.178	-0.199	-0.127
PT.ZYGO	-0.216	-0.245	-0.182	-0.232	-0.209	-0.107	-0.189	-0.149	-0.162	-0.157	-0.173	-0.195	-0.192	-0.133	-0.143	-0.186	-0.156	-0.169	-0.107	-0.191	-0.206	-0.128	-0.198	-0.193	-0.168	-0.256	-0.13	-0.099	-0.14	-0.111	-0.103	-0.128	-0.161	-0.117	-0.22	-0.203	-0.164	-0.164	-0.055
PT.TSP	-0.045	-0.158	-0.122	-0.142	-0.063	-0.018	-0.065	-0.086	-0.012	-0.085	-0.075	-0.046	-0.1	-0.076	-0.085	-0.077	-0.084	-0.068	-0.017	-0.084	-0.072	-0.061	-0.036	-0.101	-0.093	-0.093	-0.056	-0.06	-0.058	-0.071	-0.019	-0.048	-0.084	-0.091	-0.104	-0.058	-0.048	-0.11	-0.038
ZS.ZI	-0.051	-0.044	-0.087	-0.015	-0.089	-0.126	-0.039	-0.072	0.042	-0.053	-0.091	0.017	-0.065	-0.062	-0.011	-0.047	-0.081	-0.036	-0.054	-0.014	-0.073	-0.045	-0.034	-0.066	0.034	-0.153	-0.031	-0.086	-0.08	-0.054	0.005	0.006	0.009	-0.05	-0.074	-0.108	-0.088	0.017	-0.132
ZI.MT	-0.084	-0.135	-0.107	-0.204	-0.14	-0.156	-0.154	-0.155	-0.173	-0.115	-0.085	-0.149	-0.082	-0.162	-0.132	-0.137	-0.117	-0.133	-0.125	-0.133	-0.128	-0.091	-0.095	-0.163	-0.099	-0.133	-0.132	-0.175	-0.141	-0.13	-0.122	-0.121	-0.112	-0.127	-0.159	-0.161	-0.131	-0.165	-0.146
ZI.ZYGO	-0.136	0.012	-0.049	-0.082	-0.054	-0.023	-0.039	-0.008	-0.009	-0.007	0.001	-0.026	-0.042	-0.037	-0.037	-0.002	-0.046	-0.079	-0.031	-0.01	-0.002	-0.055	0.018	-0.055	0.076	0.036	-0.033	-0.02	0.01	-0.06	0.067	-0.061	-0.072	-0.084	-0.014	-0.123	-0.052	-0.069	0.128
ZI.TSP	-0.104	-0.104	-0.082	-0.191	-0.155	-0.081	-0.144	-0.11	-0.284	-0.061	-0.092	-0.154	-0.097	-0.141	-0.102	-0.148	-0.134	-0.136	-0.093	-0.099	-0.072	-0.1	-0.123	-0.16	-0.08	-0.113	-0.154	-0.164	-0.129	-0.078	-0.117	-0.099	-0.118	-0.091	-0.163	-0.173	-0.08	-0.112	-0.071
MT.PNS	-0.047	-0.047	-0.024	-0.017	-0.032	-0.003	0.005	-0.03	-0.029	-0.011	-0.009	-0.006	-0.01	-0.011	-0.018	-0.021	-0.019	-0.006	-0.029	-0.016	-0.005	-0.034	-0.031	-0.012	-0.003	0.002	-0.009	0.002	-0.018	-0.023	-0.018	-0.024	-0.035	-0.034	-0.037	0.013	-0.021	0	-0.067
PNS.APET	-0.151	-0.114	-0.134	-0.026	-0.162	-0.181	-0.141	-0.17	-0.194	-0.135	-0.128	-0.079	-0.094	-0.175	-0.164	-0.072	-0.156	-0.132	-0.162	-0.115	-0.141	-0.13	-0.13	-0.125	-0.129	-0.126	-0.177	-0.124	-0.123	-0.083	-0.106	-0.125	-0.2	-0.145	-0.158	-0.19	-0.131	-0.145	-0.099
APET.BA	-0.074	-0.065	-0.082	-0.104	-0.11	-0.107	-0.055	-0.06	-0.047	-0.12	-0.061	-0.08	-0.086	-0.097	-0.107	-0.094	-0.1	-0.092	-0.073	-0.093	-0.106	-0.114	-0.074	-0.056	-0.053	-0.119	-0.085	-0.138	-0.137	-0.135	-0.101	-0.121	-0.137	-0.092	-0.136	-0.1	-0.136	-0.05	-0.11
APET.TS	-0.05	-0.054	-0.054	-0.028	-0.057	-0.017	0.002	-0.126	0.015	-0.003	-0.032	-0.03	-0.023	0.001	-0.012	-0.051	-0.025	-0.009	-0.075	-0.019	-0.006	-0.045	-0.028	-0.057	-0.048	-0.026	-0.016	0.021	-0.014	-0.011	-0.054	-0.015	-0.038	-0.076	-0.041	0.033	-0.02	-0.048	-0.039
BA.EAM	-0.092	-0.079	-0.078	-0.079	-0.079	-0.084	-0.016	-0.087	-0.061	-0.1	-0.058	-0.074	-0.023	-0.108	-0.099	-0.087	-0.072	-0.07	-0.084	-0.076	-0.074	-0.093	-0.072	-0.057	-0.079	-0.092	-0.086	-0.109	-0.115	-0.073	-0.096	-0.084	-0.105	-0.094	-0.107	-0.038	-0.077	-0.06	-0.067
EAM.ZYGO	-0.068	-0.14	-0.082	-0.092	-0.112	-0.069	-0.041	-0.147	-0.121	-0.075	-0.158	-0.086	-0.08	-0.142	-0.122	-0.119	-0.123	-0.105	-0.062	-0.073	-0.091	-0.121	-0.08	-0.051	-0.18	-0.119	-0.116	-0.071	-0.077	-0.027	-0.181	-0.047	-0.117	-0.144	-0.146	-0.064	-0.049	0	-0.214
</																																							

8.10 Anexo

Tabela A10. Total de espécies medidas da subfamília Sigmodontinae. As espécies estão apresentadas de acordo com as respectivas tribos e entre parênteses estão os números de indivíduos amostrados.

Subfamília Sigmodontinae	
Tribo Abrotrichini , D'Elia et al, 2007 <i>Abrothrix longipilis</i> , Waterhouse, 1837 (51) <i>A. jelskii</i> , Thomas, 1894 (61) <i>Chelemys macronyx</i> , Thomas, 1894 (56) <i>Geoxus valdivanus</i> , Philippi, 1858 (63)	Tribo Oryzomyini , Vorontsov, 1959 <i>Aegialomys xanthaeolous</i> , Thomas 1894 (60) <i>Cerradomys langguthi</i> Percequillo et al., 2008 (50) <i>Eremoryzomys polius</i> , Osgood, 1913 (7) <i>Euryoryzomys macconnelli</i> , Thomas, 1910 (36) <i>Handleyomys alfaroi</i> , J. A. Allen, 1891 (56) <i>H. chapmani</i> , Thomas, 1898 (36) <i>H. intectus</i> , Thomas, 1921 (17) <i>Holochilus brasiliensis</i> , Desmarest, 1819 (55) <i>Lundomys molitor</i> , Winge, 1887 (17) <i>Melanomys idoneus</i> (Goldman, 1912) (51) <i>Microryzomys minutus</i> , Tomes, 1860 (63) <i>Neacomys</i> sp., Thomas, 1900 (100) <i>N. spinosus</i> , Thomas, 1882 (25) <i>Nectomys squamipes</i> , Brants, 1827 (60) <i>Nephelomys devius</i> , Bangs, 1902 (62) <i>Nesoryzomys indefessus</i> , Thomas, 1899 (30) <i>Oecomys bicolor</i> , Tomes, 1860 (60) <i>O. roberti</i> , Thomas, 1903 (60) <i>Oreozyomys balneator</i> , Thomas, 1900 (16) <i>Oryzomys couesi</i> , Alston, 1876 (57) <i>Pseudoryzomys simplex</i> , Winge, 1887 (4) <i>Scolomys melanops</i> , Anthony, 1924 (3) <i>Sigmodontomys alfari</i> , J. A. Allen, 1897 (54) <i>Sooretamys angouya</i> Fischer, 1814 (25) <i>Tanyuromys aphrastus</i> Harris, 1932 (1) <i>Transandinomys talamancae</i> , J. A. Allen, 1891 (70) <i>T. bolivaris</i> J. A. Allen, 1901 (32) <i>Zygodontomys brevicauda</i> , J. A. Allen and Chapman, 1893 (55)
Tribo Akodontini , Vorontsov, 1959 <i>Akodon bogotensis</i> , Thomas, 1895 (7) <i>A. boliviensis</i> Meyen, 1833 (23) <i>A. cursor</i> , Winge, 1887 (59) <i>Brucepattersonius igniventris</i> Hershkovitz, 1998 (2) <i>B. soricinus</i> , Hershkovitz, 1998 (3) <i>Deltamys Kempf</i> , Thomas, 1917 (26) <i>Juscelinomys huanchacae</i> , Emmons, 1999 (7) <i>Kunsia tomentosus</i> , Lichtenstein, 1830 (4) <i>Lenoxus apicalis</i> , J. A. Allen, 1900 (32) <i>Necomys lasiurus</i> , Lund, 1840 (60) <i>Oxymycterus angularis</i> , Thomas, 1909 (50) <i>Scapteromys tumidus</i> , Waterhouse, 1837 (50) <i>Thaptomys nigrita</i> , Lichtenstein, 1829 (61)	Sigmodontinae incertae sedis <i>Andinomys edax</i> , Thomas, 1902 (23) <i>Chinchillula sahame</i> , Thomas, 1898 (45) <i>Delomys dorsalis</i> , Hensel, 1873 (50) <i>Euneomys petersoni</i> , J. A. Allen, 1903 (21) <i>E. chinchilloides</i> , Waterhouse, 1839 (8) <i>Irenomys tarsalis</i> , Philippi, 1900 (44) <i>Neotomys embrius</i> , Thomas, 1894 (44)
Tribo Ichthyomyini , Vorontsov 1959 <i>Anotomys leander</i> , Thomas, 1906 (4) <i>Chibchanomys trichotis</i> , Thomas, 1897 <i>Ichthyomys hydrobates</i> , Winge, 1891 (4) <i>I. pittieri</i> , Handley and Mondolfi, 1963 (2) <i>I. tweedii</i> , Anthony, 1921 (1) <i>Neusticomys monticolus</i> Anthony, 1921 (19)	
<i>N. oyapocki</i> , Dubost and Petter, 1978 (1) <i>Rheomys raptor</i> , Goldman, 1912 (2) <i>R. underwodi</i> , Thomas, 1906 (1)	
Tribo Phyllotini , Vorontsov, 1959 <i>Andalgalomys pearsomys</i> , Patterson, 1992 (6) <i>Auliscomys pictus</i> , Thomas, 1884 (59) <i>Calomys expulsus</i> , Lund, 1841 (48) <i>Galenomys garleppi</i> , Thomas, 1898 (5)	

Subfamília Sigmodontinae	
Tribo Phyllotini , Vorontsov, 1959 (continuação)	
<i>Loxodontomys micropus</i> Waterhouse, 1837 (59)	Tribo Thomasomyini , Steadman e Ray, 1982
<i>Paralomys gerbillus</i> , Thomas, 1900 (4)	<i>Aepeomys lugens</i> , Thomas, 1896 (52)
<i>Phyllotis darwini</i> Waterhouse, 1837 (47)	<i>Chilomys instans</i> , Thomas 1895 (24)
<i>Tapecomys primus</i> Anderson and Yates, 2000 (1)	<i>Rhagomys rufescens</i> , Thomas, 1886 (1)
<i>Graomys griseoflavus</i> , Waterhouse, 1837	<i>Rhipidomys macconnelli</i> , De Winton, 1900 (55)
	<i>R. macrurus</i> Gervais, 1855 (60)
Tribo Sigmodontini , Wagner, 1843	<i>R. wetzeli</i> , Gardner, 1989 (12)
<i>Sigmodon hispidus</i> , Say and Ord, 1825 (61)	<i>Thomasomys aureus</i> Tomes, 1860 (50)
	<i>T. cinereus</i> , Thomas, 1882 (24)
Tribo Wiedomyini , Reig, 1980	<i>T. gracilis</i> , Thomas, 1917 (14)
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i> , Wied-Neuwied, 1821 (60)	<i>T. macrotis</i> , Gardner and Romo R., 1993 (1)