

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E BIOLOGIA
EVOLUTIVA

DISSERTAÇÃO

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E ALOMETRIA ONTOGENÉTICA EM ROEDORES
SEMI-AQUÁTICOS E TERRESTRE (SIGMODONTINAE, RODENTIA)

FELIPE DOS SANTOS CARRASCO

RIO DE JANEIRO

2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
BIOLOGIA EVOLUTIVA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E ALOMETRIA ONTOGENÉTICA EM ROEDORES
SEMI-AQUÁTICOS E TERRESTRE (SIGMODONTINAE, RODENTIA)

FELIPE DOS SANTOS CARRASCO

ORIENTADORA: LEILA MARIA PESSÔA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas

Rio de Janeiro, RJ.

Julho de 2015

Felipe dos Santos Carrasco

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA E ALOMETRIA ONTOGENÉTICA EM ROEDORES SEMI-AQUÁTICOS E TERRESTRE (SIGMODONTINAE, RODENTIA)":

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas

Aprovada em 30 de julho de 2015

Orientadora: Dra. Leila Maria Pessôa
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

Dra. Blache Bitner-Mathe
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

Dr. Pablo Rodrigues Gonçalves
Universidade Federal do Rio de Janeiro (NUPEM-UFRJ)

Dra. Ana Lazar Gomes e Souza
Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ)

SUPLENTES

Dr. Daniela Takya
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

Dr. Ricardo Moratelli
Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ)

Rio de Janeiro, 30 de julho de 2015.

Carrasco, Felipe dos Santos

Variação morfológica e alometria ontogenética em roedores semi-aquáticos e terrestre (Sigmodontinae, Rodentia)

Felipe dos Santos Carrasco/ Rio de Janeiro – UFRJ/ Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva e Biodiversidade, 2015

XVIII. 109 f.: 35 il., 28 cm;

Orientadora: Dra. Leila Maria Pessôa.

Dissertação (Mestrado) – UFRJ/ Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva e Biodiversidade, 2015.

Referências Bibliográficas f.74 – 85

1. Morfometria 2. Ontogenia 3.–Morfologia.4 – Roedores semi-aquáticos

I. Leila Maria Pessôa II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva e Biodiversidade. III. Título.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Profa. Dra. Leila Maria Pessôa, pela orientação e sugestões durante o mestrado. Assim como pelos ensinamentos passados no dia a dia de laboratório, por toda paciência, apoio e incentivo ao longo do desenvolvimento do projeto, e pelas conversas que me acalmaram algumas vezes em momentos de insegurança durante esses dois anos de mestrado.

Ao Prof. Dr. João Alves de Oliveira, pelas sugestões acerca da metodologia, sugestões acerca de algoritmos do R, e por toda hospitalidade e atenção dada sempre que precisei durante as visitas ao Museu Nacional.

Ao Dr. William Corrêa Tavares pelas conversas e sugestões ao longo do desenvolvimento do projeto, que me ajudaram na parte metodológica e me fizeram refletir sobre os meus resultados.

À mestra Alessandra Pavan Lamarca pelas sugestões relacionadas à metodologia, rotinas do R e bibliografia que ajudaram bastante no desenvolvimento do projeto.

Aos colegas de laboratório Adrielle Cezar, Aldo Caccavo, Alessandra Pavan, Brunna Almeida, Caryne Braga, Dayana Bolzan, Dayana Mota, Gabby Guilhon, Gisela Sobral, Jânio Moreira, Jean Vozniak, Ludmilla Carvalho e Nathalia Louzada, pelo companheirismo, indicações de bibliografia, pelas conversas que de alguma forma me ajudaram a melhorar meu projeto e pelos momentos de descontração.

À Comissão Coordenadora do PPGBBE e ao corpo docente pelas sugestões feitas durante os seminários de pesquisa e pelas aulas que contribuíram para minha formação e ajudaram na elaboração do meu projeto. Ainda, agradeço à Comissão pela ajuda financeira dada para a apresentação de parte desse trabalho no Congresso Brasileiro de Mastozoologia em setembro de 2014. E à CAPES pelo apoio financeiro durante a elaboração deste projeto. Ao Museu Nacional/UFRJ pelos espécimes utilizados nas análises desse estudo.

Aos meus familiares Marcia Carrasco e Fernando Carrasco Filho, por todo o apoio desde a graduação e durante o mestrado que me motiva a continuar. E A Juliana Santos Machado, pelo apoio, paciência, atenção e amizade durante esses dois anos de mestrado.

RESUMO

A tribo Oryzomyini é composta por roedores com ampla distribuição na região Neotropical. Grande parte desses roedores apresenta hábito cursorial, mas alguns apresentam hábitos especializados como semi-aquático e arborícola. No Brasil, ocorrem duas espécies de roedores semi-aquáticos desta tribo - *Holochilus sciureus* Wagner, 1842, e *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) – que não apresentam uma relação filogenética bem estabelecida de acordo com filogenias mais recentes, apesar de apresentarem o mesmo hábito. Com o intuito de elucidar as características morfológicas que podem estar relacionadas ao hábito desses dois roedores, utilizamos análises de morfologia externa e alometria ontogenética, e comparamos os resultados obtidos com um roedor de hábito terrestre *Cerradomys vivoi* Percequillo, Hingst & Bonvicino, 2008. Os 400 espécimes utilizados nesse estudo se encontram depositados na Coleção de Mamíferos do Museu Nacional / UFRJ. Para as análises, os espécimes foram classificados em categorias de idade a partir do desgaste da coroa dos molares. Após a classificação, foram realizadas análises qualitativas da morfologia externa em todas as classes de idade para compreendermos como as modificações se estabelecem ao longo da ontogenia. Além disso, fizemos análises quantitativas de estatística descritiva, alometria bivariada e multivariada, e geramos trajetórias ontogenéticas, utilizando as medidas corporais externas e medidas de crânio e mandíbula. Os resultados da análise qualitativa mostraram que apesar das similaridades entre roedores semi-aquáticos, suas modificações morfológicas são distintas e se estabelecem em tempos diferentes ao longo da ontogenia. A estatística descritiva mostrou que os roedores semi-aquáticos apresentaram orelhas menores do que o terrestre, desde a primeira classe de idade; a região do neurocrânio apresenta as menores diferenças de tamanho ao longo da ontogenia; e que ocorre o maior crescimento entre as três primeiras classes de idade em todas as espécies analisadas. As trajetórias ontogenéticas de crânio e mandíbula foram mais semelhantes entre os roedores semi-aquáticos para as variáveis da região orognatofacial, e

com isso podemos inferir que as modificações do crânio que podem estar associadas ao hábito se encontram nessa região. Os resultados das análises multivariadas mostraram maior similaridade entre os roedores semi-aquáticos para as variáveis do rosto e do arco zigomático, corroborando que estas regiões podem estar relacionadas ao hábito como foi visto nas análises bivariadas. Por fim, os resultados das trajetórias ontogenéticas multivariadas de crânio de mandíbula mostraram uma maior similaridade entre um dos roedores semi-aquáticos, *N. squamipes*, e o roedor terrestre *C. vivoi*. Isso indica que há um fator capturado nas análises multivariadas que não aparece quando as variáveis são analisadas separadamente. Os resultados sugerem que o hábito semi-aquático desenvolvido nos roedores estudados provavelmente é resultado de convergência morfológica de caracteres externos e de modificações na região orognatofacial. Além disso, as modificações morfológicas relacionadas ao hábito semi-aquático da região orognatofacial em *N. squamipes* provavelmente ocorrem no período embrionário. Por fim, é possível que as modificações morfológicas externas relacionadas ao hábito semi-aquático apresentadas por indivíduos de uma mesma tribo sofram influência direta dos ancestrais mais próximos daquela tribo.

Palavras chave: Oryzomyini; *Holochilus sciureus*; *Nectomys squamipes*; *Cerradomys vivoi*

ABSTRACT

The Oryzomyini tribe is composed by rodents with wide distribution in the Neotropical region and most of these rodents show cursorial habit but some of them show specialized habit like semi-aquatic or arboreal. In Brazil there are two species of semi-aquatic rodents in this tribe - *Holochilus sciureus* Wagner, 1842, e *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) – that don't have a well established phylogenetic relationship according to recent phylogenies, despite the fact that they both present the same habit. With the purpose of clarifying morphological characteristics that could be related to their habit, we used morphological analyses of external traits and ontogenetic allometry, and then compared the results with a terrestrial habit rodent, *Cerradomys vivoi* Percequillo, Hingst & Bonvicino, 2008. We analyzed 400 specimens that are deposited in Coleção de Mamíferos do Museu Nacional / UFRJ. Specimens were classified in relative age classes based on molar crown wear before the analyzes. Then, we analyzed the external morphology qualitatively in all age classes to comprehend how they are established throughout the ontogeny. Furthermore, quantitative analyzes were made using descriptive statistics, bivariate allometry, multivariate allometry and generate ontogenetic trajectories for external and cranial measurements. Results of qualitative analysis showed that despite the similarities between the semi-aquatic rodent their morphological modifications are distinct and were established in different points of the ontogeny. Descriptive statistics showed that the semi-aquatic rodents presented smaller ears relatively to the terrestrial rodent since the first age class, the neurocranium region presented the lowest size differences between age classes throughout ontogeny, and the biggest size differences for all variables analyzed happened between the first three age classes in all species. Ontogenetic trajectories of skull and mandible were more similar among the semi-aquatic rodents only for the variables of the orognathofacial region and based on this we infer that the skull modifications that could be associated with their habit belongs to this region. Multivariate allometry showed greater rela-

tionship between the semi aquatic rodents for the variables related to rostrum and zygomatic arc, corroborating that these regions could be related to the habits as seen at the bivariate analysis. Finally, multivariate allometry results showed a greater relation among a semi-aquatic rodent, *N. squamipes*, and the terrestrial rodent, *C. vivoi*. This indicates that there is a factor captured in multivariate analysis which doesn't appears when the variables are analyzed separately, since these rodents appear to be more closely related in recent phylogenies. Results found here suggest that the semi-aquatic habit developed by the analyzed rodents probably is the result of a morphological convergence of external characters and modification of the orognathofacial region of the skull. Besides, morphological modifications related to semi-aquatic habit in the orognathofacial region probably occur in the embryonic period. Finally, it is possible that the external morphological modifications related to the habit in semi-aquatic rodents of the same tribe suffer a direct influence of the closest ancestor of that tribe.

Key words: Oryzomyini; *Holochilus sciureus*; *Nectomys squamipes*; *Cerradomys vivoi*

LISTA DE TABELAS

<u>Tabela 1.</u> Número de indivíduos por classe de idade para as três espécies analisadas.....	29
<u>Tabela 2.</u> Comparação dos níveis de desenvolvimento das modificações morfológicas ao longo da ontogenia das três espécies estudadas.....	42
<u>Tabela 3.</u> Médias e desvio padrão das medidas externas em cada classe de idade para <i>H. sciureus</i>	43
<u>Tabela 4.</u> Médias e desvio padrão das medidas externas em cada classe de idade para <i>N. squamipes</i>	43
<u>Tabela 5.</u> Médias e desvio padrão das medidas externas em cada classe de idade para <i>C. vivoi</i>	44
<u>Tabela 6.</u> Médias e desvio padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para <i>H. sciureus</i>	45
<u>Tabela 7.</u> Médias e desvio padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para <i>N. squamipes</i>	46
<u>Tabela 8.</u> Médias e desvio padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para <i>C. vivoi</i>	46
<u>Tabela 9</u> Índices de correlação das medidas corporais externas analisadas nas trajetórias ontogenéticas.	47
<u>Tabela 10</u> Índices de correlação das medidas de crânio e mandíbula analisadas nas trajetórias ontogenéticas.....	48
<u>Tabela 11.</u> Autovetores das medidas corporais externas de <i>Holochilus sciureus</i>	55
<u>Tabela 12.</u> Autovetores das medidas corporais externas de <i>Nectomys squamipes</i>	55
<u>Tabela 13</u> Autovetores das medidas corporais externas de <i>Cerradomys vivoi</i>	55
<u>Tabela 14</u> Autovetores das medidas cranianas de <i>Holochilus sciureus</i>	56

<u>Tabela 15</u> Autovetores das medidas cranianas de <i>Nectomys squamipes</i>	57
<u>Tabela 16</u> Autovetores das medidas cranianas de <i>Cerradomys vivoi</i>	57
<u>Tabela 17</u> . Coeficientes alométricos multivariados das medidas de crânio e mandíbula para cada espécie. Alometria negativa está indicada com o símbolo (-); isometria está indicada com o símbolo (=); e alometria positiva está indicada com o símbolo (+).....	58
<u>Tabela 17</u> . Coeficientes de correlação vetorial das análises de crânio e mandíbula de cada par de espécie.....	58

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. A figura mostra a similaridade entre os ratos comuns *Rattus rattus* Linnaeus, 1758, e *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (respectivamente A e B) e os roedores oryzomyíneos: C – *Hyleamys megacephalus* (Fischer, 1814); D – *Neacomys spinosus* Thomas, 1882; E – *Oecomys bicolor* Tomes, 1860; F – *Oligoryzomys fulvescens* Saussure, 1860.....3
- Figura 2. Árvore de consenso estrito de Oryzomyini obtida através de análise de máxima parcimônia do gene IRBP. Modificada da Figura 1 de Salazar-Bravo *et al.*, (2013).....4
- Figura 3. Árvore da tribo Oryzomyini obtida através de análise de máxima verossimilhança do gene IRBP; modificada de Leite *et al.* (2014).....5
- Figura 4. A figura mostra um indivíduo da espécie *Holochilus sciureus* (foto de R. D. Lord).....6
- Figura 5. Figura mostra um *Nectomys squamipes* (foto por Paulo Ricardo de Oliveira Roth).....8
- Figura 6. A figura mostra um *Cerradomys vivoi* (foto de Leila Pessôa).....10
- Figura 7. Figura modificada de Klingenberg (1996) exemplificando os tipos de alometria. Os círculos representam conjuntos de indivíduos e os pontilhados destacam os três tipos de alometria.....13
- Figura 8. Série molar superior direita de *Holochilus sciureus*, representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a seis (modificada de Carrasco, 2013).....16
- Figura 9. Série molar superior direita de *Cerradomys vivoi*, representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a cinco.....17
- Figura 10. Mensuração do comprimento do corpo e comprimento da cauda, modificado de Funasa, 2002.....20
- Figura 11. Mensuração do comprimento do pé, modificado de Funasa, 2002.....20

Figura 12. Mensuração do comprimento da orelha interna, modificado de Funasa, 2002.....	21
Figura 13. Ilustração das medidas cranianas utilizadas nesse estudo. Legenda: CD – comprimento do diastema, LFI – largura do forâmen incisivo, LZ – largura do zigomático, LB – largura da bula, LCO – largura dos côndilos occipitais, LN – largura do nasal, LPM – largura da pré-maxila, CN – comprimento do nasal, MLI – menor largura interorbital, LCC – largura da caixa craniana, AR – altura do rosto, CCI – comprimento côndilo-incisivo, ACC – altura da caixa craniana, CM – comprimento da mandíbula e AM - altura da mandíbula. Figura modificada de Voss (1988).....	23
Figura 14. Série molar superior direita de <i>Nectomys squamipes</i> , representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a seis (1-6).....	29
Figura 15. Variação da membrana interdigital da pata traseira em <i>Holochilus sciureus</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.....	31
Figura 16. Variação da franja de pelos enrijecidos da pata traseira em <i>Holochilus sciureus</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.....	32
Figura 17. Vista lateral da cauda de <i>Holochilus sciureus</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). A partir da classe dois a figura da esquerda mostra a região proximal da cauda e a da direita a região distal.....	33
Figura 18. Variação da membrana interdigital da pata traseira em <i>Nectomys squamipes</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.....	35
Figura 19. Franja de pelos enrijecidos presente na margem plantar do primeiro dígito da pata traseira em <i>Nectomys squamipes</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.....	36
Figura 20. Vista lateral da cauda de <i>Nectomys squamipes</i> ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). A partir da classe dois a figura da esquerda mostra a região proximal da cauda e a da direita a região distal.....	37

Figura 21. Variação da membrana interdigital da pata traseira em *Cerradomys vivoi* ao longo das classes de idade, de um a cinco (1-5). Barras representam escala de 10 mm.....39

Figura 22. Franja de pelos da pata traseira em *Cerradomys vivoi* ao longo das classes de idade, de um a cinco (1-5). Barras representam escala de 10 mm.....40

Figura 23. Vista lateral da cauda de *Cerradomys vivoi* ao longo das classes, de idade de um a cinco (1-5).....49

Figura 24. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com o comprimento do diastema (CD), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,228; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,397; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,254. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores.....49

Figura 25. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento condilo-incisivo (CCI) com a largura do zigomático (LZ), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,713; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,802; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,850. *C. vivoi* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos roedores semi-aquáticos.....49

Figura 26. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a largura do cêndilo occipital (LCO), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,477; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,487; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,467. Os coeficiente alométricos de todas as trajetórias apresentaram diferenças significativas.....50

Figura 27. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a largura do nasal (LN), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 1,159; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,864; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,076. *H. sciureus* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores.....50

Figura 28. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a largura da pré-maxila (LPM), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 1,182; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,723; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,983. *H. sciureus* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores....51

Figura 29. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com o comprimento do nasal (CN), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 1,211; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,073; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,247. *H. sciureus* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores....51

Figura 30. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a menor largura interorbital (MLI), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 0,754; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,382; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,708. *H. sciureus* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores.....52

Figura 31. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a largura da caixa craniana (LCC), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 0,462; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,362; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,422. Os coeficientes alométricos de todas as trajetórias não apresentaram diferença significativa.....52

Figura 32. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a altura do rosto (AR), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoti* com coeficiente alométrico de 1,271; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,040; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,122. Todas os coeficientes alométricos foram significativamente diferentes.....53

Figura 33. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com a altura da caixa craniana (ACC), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,663; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,628; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,764. *N. squamipes* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores.....53

Figura 34. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento côndilo-incisivo (CCI) com o comprimento da mandíbula (CM), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,914; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,969; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,964. Todas os coeficientes alométricos foram significativamente diferentes.....54

Figura 35. Gráfico gerado a partir dos coeficientes alométricos multivariados das medidas de crânio e mandíbula. A região entre as linhas tracejadas indica isometria; abaixo dessa região, a alometria é negativa; e acima, a alometria é positiva. Losangos verdes representam *H. sciureus*; quadrados azuis representam *N. squamipes*; e triângulos marrons representam *C. vivoi*.....59

Figura 36. Trajetórias ontogenéticas das medidas de crânio e mandíbula das três espécies. Em vermelho, *C. vivoi* (terrestre); em verde, *H. sciureus*; e em azul, *N. squamipes* (aquáticos).....59

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

ACC: Altura da caixa craniana

AL: Alagoas

AM: Altura da mandíbula

AN: América do Norte

AR: Altura do rosto

AS : América do Sul

BA: Bahia

C: Comprimento da cauda

CC: Comprimento do corpo

CCI: Comprimento côndilo-incisivo

CD: Comprimento do diastema

CM: Comprimento da mandíbula

CN: Comprimento do nasal

E-M: Expectation Maximization

FCPCA: Análise de Flurry de principais componentes comuns

GIA: Grande Intercambio Americano

LB: Largura da bula

LCC: Largura da caixa craniana

LCO: Largura dos côndilos occipitais

LFI: Largura do forâmen incisivo

LN: Largura do nasal

LPM: Largura da pré-maxila

LZ: Largura do zigomático

M1: Primeiro molar

M2: Segundo molar

M3: Terceiro molar

MLI: Menor largura interorbital

O: Comprimento da orelha

PC: Componente principal

PC1: Primeiro componente principal

PC2: Segundo componente principal

PCA: Análise de principais componentes

Pé: Comprimento do pé

SMA: Standard major axis

AGRADECIMENTOS	4
RESUMO	5
ABSTRACT	7
LISTA DE TABELAS	9
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	11
LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS	16
1 Introdução.....	1
1.1 Evolução dos sigmodontíneos na América do Sul.....	1
1.2 A tribo Oryzomyini.....	2
1.3 O gênero <i>Holochilus</i> Brandt, 1835	5
1.4 O gênero <i>Nectomys</i> Peters, 1860	7
1.5 O gênero <i>Cerradomys</i> Weksler, Percequillo e Voss, 2006	9
1.6 Morfologia funcional e ecologia.....	10
1.7 Alometria e evolução	12
2 Objetivos.....	14
3 Material e métodos	15
3.1 Espécimes analisados	15
3.2 Análises qualitativas	18
3.3 Análises quantitativas	19
3.3.1 Obtenção das medidas externas e cranianas	19
3.3.2 Análises estatísticas	24
3.3.2.1 Alometria bivariada	24
3.3.2.2 Alometria multivariada	26
4 Resultados.....	28
4.1 Análises Qualitativas	28
4.1.1 Classificação etária da amostra.....	28
4.1.2. Observação da morfologia externa	30
4.1.2.1. <i>Holochilus sciureus</i>	30
4.1.2.2 <i>Nectomys squamipes</i>	34
4.1.2.3 <i>Cerradomys vivoi</i>	38
4.2 Análises Quantitativas	43
4.2.1 Estatística descritiva das medidas externas	43
4.2.2 Estatística descritiva das medidas de crânio e mandíbula	45
4.2.3 Alometria bivariada das medidas corporais externas	47
4.2.4 Alometria bivariada das medidas do crânio e mandíbula	47
4.2.5 Alometria multivariada das medidas corporais externas	55
4.2.6 Alometria multivariada das medidas do crânio e mandíbula.....	56

5 Discussão.....	60
5.1 Evolução do hábito semi-aquático em Mamíferos.....	60
5.1 Caracteres da morfologia externa.....	61
5.1.1 Membrana interdigital.....	61
5.1.2 Franja de pelos na margem plantar da pata traseira.....	62
5.1.3 Pelagem da cauda.....	62
5.1.4 Pelos ungueais da pata traseira.....	62
5.1.5 Hábito semi-aquático.....	63
5.2 Análise quantitativa.....	65
5.2.1 Estatística descritiva.....	65
5.2.2 Alometria bivariada – Medidas externas.....	67
5.2.3 Alometria bivariada – Medidas de crânio e mandíbula.....	67
5.2.4 Alometria multivariada.....	69
5.3 Implicações evolutivas dos resultados encontrados.....	71
6 Conclusões.....	73
7 Referências bibliográficas.....	74
Apêndices.....	86
Apendice I. Espécimes utilizados nas análises quantitativas.....	86
Medidas externas.....	86
Apendice II. Espécimes utilizados nas análises qualitativas.....	89
Apendice III. Coeficientes alométricos bivariados.....	90

1 Introdução

1.1 Evolução dos sigmodontíneos na América do Sul

A história evolutiva de Sigmodontinae na América do Sul (AS) é considerada explosiva devido ao grande número de táxons que surgiram num curto espaço de tempo. Sua linhagem ancestral veio da América do Norte (AN), porém, existem discussões desde 1950 (Simpson, 1950; Hershkovitz, 1966; Patterson e Pascoal, 1972; Baskin, 1978; Reig, 1984) a respeito de como e quando essa dispersão ocorreu. As Américas permaneceram isoladas por bastante tempo até o Istmo do Panamá se estabelecer e com seu estabelecimento ocorreu o Grande Intercambio Americano (GIA), um dos grandes eventos biogeográficos que moldou as comunidades faunísticas das Américas. Assim, existem duas principais hipóteses sobre como e quando esses roedores vieram para a AS (Smith e Patton, 1999; Leite *et al.*, 2014):

1 – “Chegada tardia” – nesta hipótese a linhagem ancestral chega na AS somente depois do estabelecimento do Istmo do Panamá, ela tem como evidencia a datação dos fósseis mais antigos de sigmodontíneos com cerca de 4-5 milhões de anos (Pardiñas e Tonny, 1998). Nesse cenário Simpson (1950) propôs uma rápida diversificação a partir do momento da chegada na AS; alguns autores (Patterson e Pascual, 1972; Baskin, 1978) consideram que na verdade a maioria dos gêneros dos sigmodontíneos já havia se diversificado na região tropical da América do Norte e Central antes de chegar à AS onde ocorre a diversificação das espécies que conhecemos hoje.

2 – “Chegada antecipada” – nesta hipótese a linhagem ancestral chega na AS antes da formação do Istmo do Panamá, a cerca de 15 milhões de anos, e por encontrarem o continente isolado puderam ocupar diversos nichos que não eram explorados, o que gerou a grande diversificação do grupo (Hershkovitz, 1966). Atualmente há um consenso de que essa é a hipótese mais provável (Reig 1984; Vilella *et al.*, 2013; Leite *et al.*, 2014).

A datação do estabelecimento do Istmo do Panamá tem sido discutida ao longo dos anos por diversos autores e atualmente se considera que foi estabelecido a cerca de 3,5 milhões de anos (Coates *et al.*, 1992; Collins *et al.*, 1996).

Sigmodontinae apresenta cerca de 400 espécies distribuídas em 86 gêneros, 85 com distribuição pela AS (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015), e equivale a 29% de todos os mamíferos neotropicais (Weksler, 2006; Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015). Os sigmodontíneos são geralmente roedores de tamanho pequeno a médio, seu menor representante apresenta 12g e o maior quase 500g (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015). O maior táxon atual - *Kunsia tomentosus* Lichtenstein, 1830 – não ultrapassa 300 mm de comprimento de corpo (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015). Esses roedores conquistaram diversos habitats como: savanas, desertos, pradarias e florestas tropicais e subtropicais e apresentam uma grande diversidade de hábitos variando de semiaquáticos a fossoriais, arborícolas, cursoriais e escansoriais (Smith e Patton, 1999).

Na classificação mais recente de Sigmodontinae o grupo apresenta nove tribos (D'Elia *et al.*, 2007, Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015): Abrotrichini, Akodontini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini e Wiedomyini; além disso, existem 11 gêneros que não estão alocados a nenhuma tribo e são considerados *incertae sedis*. Dentre as nove tribos de Sigmodontinae, a tribo Oryzomyini é o foco deste estudo.

1.2 A tribo Oryzomyini

A tribo mais diversa de Sigmodontinae, Oryzomyini, é composta por roedores com uma ampla distribuição na região Neotropical, sendo atualmente encontrados desde os Estados Unidos até a Terra do Fogo. Estes roedores estão presentes em diversos tipos de ambiente como florestas, savanas, pântanos, vegetações arbustivas e ambientes semiáridos (Weksler e Percequillo, 2011). A maioria dos oryzomyinos é morfologicamente muito similar aos Muridae comensais (ratos e camundongos) como pode ser observado na figura 1. Além

disso, seu tamanho pode variar de pequenos, com cerca de 10g, a grandes, com cerca de 300g (Weksler, 2006, Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015).

Até a revisão de Weksler *et al.*, (2006) o grupo apresentava uma organização taxonômica confusa, apresentando um grande número de espécies alocadas em poucos gêneros (116 espécies e 16 gêneros) com distribuição ampla e de difícil diagnose (Weksler *et al.*, 2006). O gênero *Oryzomys* Baird, 1857, por exemplo, em trabalhos publicados na metade do século passado (Tate, 1932; Gyldenstolpe, 1932; Ellerman, 1941; Hall and Kelson, 1959) apresentava de 60 a 120 espécies distribuídas em grupos de 5 a 7 subgêneros. Alguns autores já haviam constatado que o gênero não era monofilético através de análises morfológicas e de cariótipo (Gardner e Patton, 1976; Carleton e Musser, 1989) e sugeriram a elevação dos subgêneros em nível de gênero. Apesar disso, as espécies que ainda faziam parte do gênero *Oryzomys* não formavam um grupo monofilético até que a revisão de Weksler *et al.* (2006) reorganizou o grupo criando 10 novos gêneros na tentativa de estabelecer o monofiletismo dos taxons.

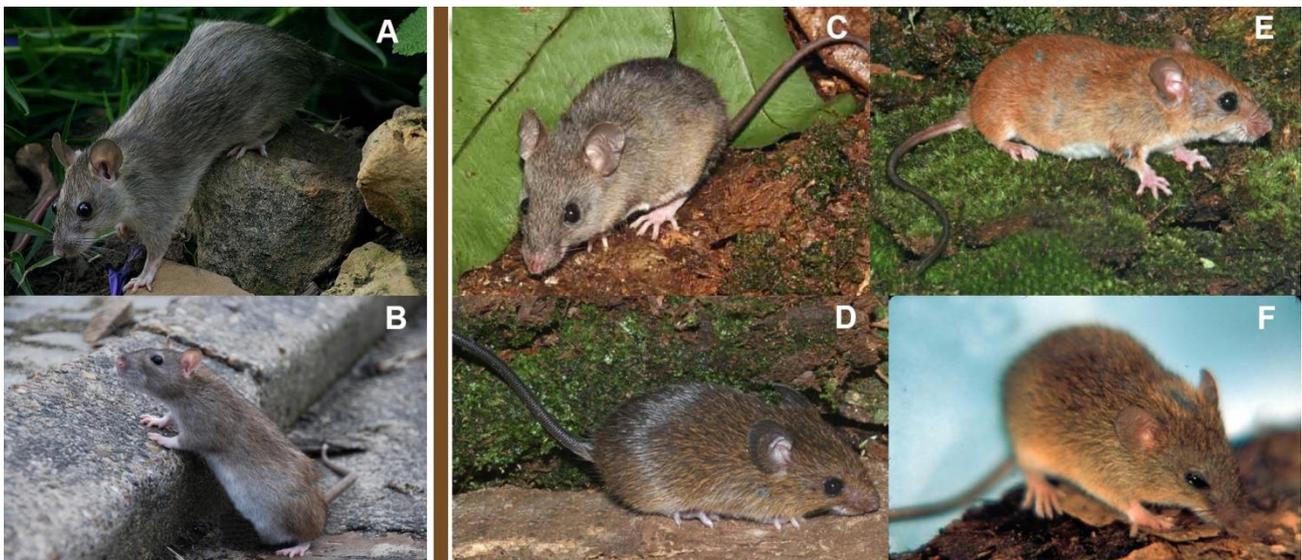


Figura 1. A figura mostra a similaridade entre os ratos comuns *Rattus rattus* Linnaeus, 1758, e *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (respectivamente A e B) e os roedores oryzomyíneos: C – *Hyleamys megacephalus* (Fischer, 1814); D – *Neacomys spinosus* Thomas, 1882; E – *Oecomys bicolor* Tomes, 1860; F – *Oligoryzomys fulvescens* Saussure, 1860.

A conformação taxonômica mais recente da tribo apresenta 34 gêneros e aproximadamente 130 espécies (Weksler e Percequillo, 2011; Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015). Grande parte desses roedores apresenta hábito cursorial (Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015), provável hábito ancestral de acordo com Weksler (2006), mas também são encontrados roedores com hábito especializado como o semiaquático e arborícola.

Entre os oryzomyini com hábito terrestre temos a maioria dos roedores do gênero *Cerradomys* Weksler, Percequillo e Voss, 2006. Um exemplo de roedores com especialidade para o hábito arborícola é *Oecomys bicolor* Tomes, 1860 (Bonvicino *et al.*, 2008). Além disso, existem quatro gêneros com especializações para o hábito semiaquático: *Holochilus* Brandt, 1835, *Nectomys* Peters, 1860, *Amphinectomys* Malygin *et al.*, 1994, e *Lundomys* (Musser e Carleton, 1993). Apesar de apresentarem o mesmo hábito esses quatro gêneros não apresentam um relacionamento próximo de acordo com filogenias mais recentes (Weksler, 2006; Salazar-Bravo *et al.*, 2013; Leite *et al.*, 2014), o que sugere que esse hábito tenha surgido de forma independente nessas duas linhagens (figura 2 e figura 3).

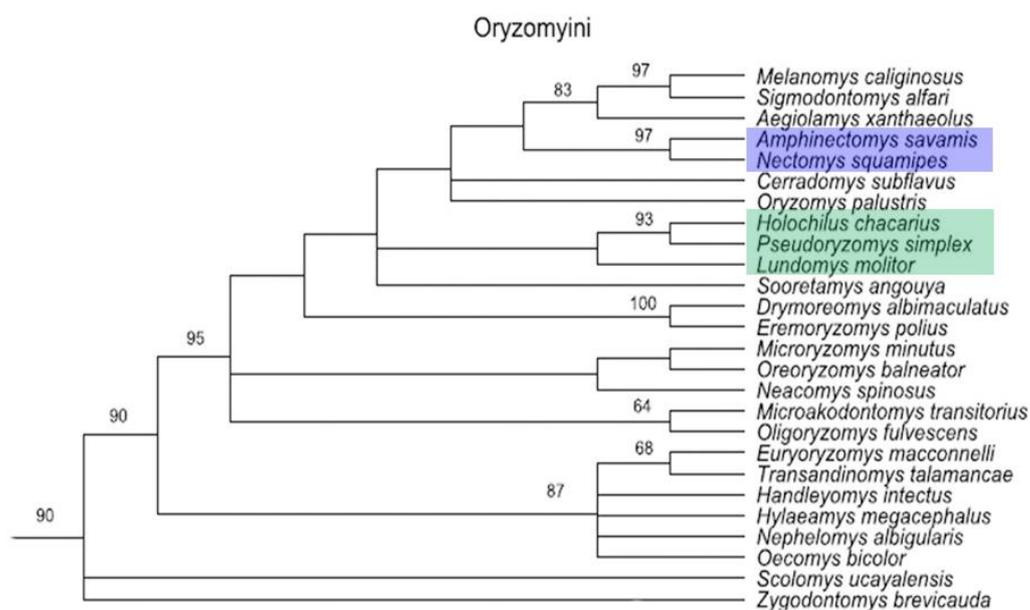


Figura 2. Árvore de consenso estrito de Oryzomyini obtida através de análise de máxima parcimônia do gene IRBP. Modificada da Figura 1 de Salazar-Bravo *et al.*, (2013).

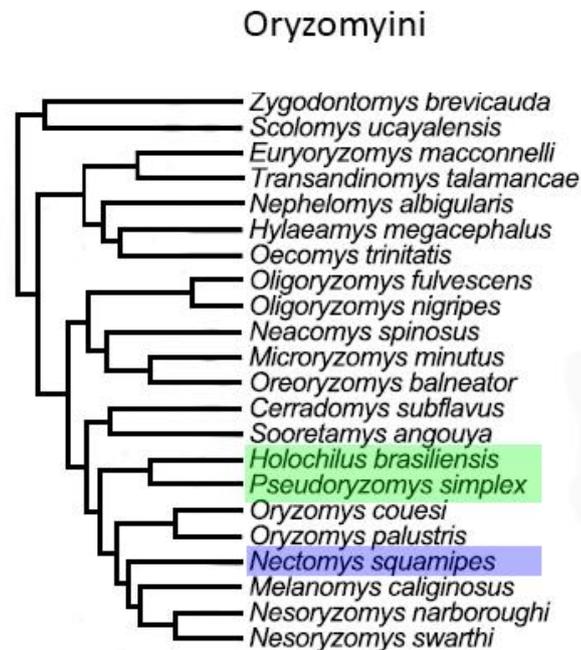


Figura 3. Árvore da tribo Oryzomyini obtida através de análise de máxima verossimilhança do gene IRBP; modificada de Leite *et al.* (2014).

1.3 O gênero *Holochilus* Brandt, 1835

O gênero foi descrito por Brandt como subgênero de *Mus*, em 1835. A etimologia de *Holochilus* (que significa “lábio completo” em grego) provém da análise das peles utilizadas para a descrição do gênero que, por estarem mal conservadas, pareciam apresentar os lábios superiores não fendidos (Hershkovitz, 1955). Porém, posteriormente foi visto que esses roedores apresentam fenda.

Roedores desse gênero (figura 4) apresentam pelagem dorsal castanho-escura, tracejada por pelos escuros, laterais progressivamente mais alaranjadas em direção ao ventre, que não apresenta uma delimitação bem definida. O ventre é alaranjado-claro, mas bases dos pelos acinzentadas. As patas posteriores são grandes, recobertas por pelos de cor similar à do ventre, com membranas interdigitais e tufos ungueais reduzidos. Sua cauda apresenta pelos curtos e as escamas epidérmicas aparentes. Apresentam cinco pares de mamas, peitoral, pós-axial, torácico, abdominal e inguinal (Bonvicino *et al.*, 2008).



Figura 4. A figura mostra um indivíduo da espécie *Holochilus sciureus* (foto de R. D. Lord).

Espécies do gênero apresentam distribuição em diversos países da AS como Venezuela, Guiana, Suriname, Brasil, Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai. No Brasil pode ser encontrado da região sul e sudeste a Goiás, Mato Grosso, todos os estados da região norte, e no Nordeste só não foi registrado no Rio Grande do Norte e na Paraíba (Barreto e García-Rangel, 2005; Bonvicino *et al.*, 2008, Patton, Pardiñas e D'Elía, 2015).

As espécies de *Holochilus* possuem hábito semiaquático, alimentando-se de capim ribeirinho e cana-de-açúcar. Podem incluir em sua dieta moluscos e crustáceos (Devincenzi, 1935; Sierra & Achaval, 1971) e eventualmente aranhas e grilos (Barlow, 1969). Habitam formações florestais da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, e seus ninhos são construídos em touceiras de capim, geralmente em terrenos brejosos. Pela disponibilidade de alimento e proteção esses animais costumam ser encontrados em cultivos de cana-de-açúcar (Twig, 1962).

Atualmente o gênero *Holochilus* apresenta seis espécies: *H. brasiliensis* (Desmarest, 1819); *H. chacarius* Thomas, 1906; *H. sciureus* Wagner, 1842, *H. venezuelae* J. A. Allen, 1904, *H. vulpinus* (Brants, 1827), e *H. lagigliai*, Pardiñas *et al.*, 2013.

1.4 O gênero *Nectomys* Peters, 1860

O gênero foi descrito por Peters em 1860 e o nome *Nectomys* significa “rato nadador” e é popularmente conhecido como “rato lava pés”, “quiara” e “rato da água” (Ernest, 1986). Hershkovitz (1944) observou que as espécies de *Nectomys* são oryzomyinos comparativamente grandes com patas traseiras grandes e bem desenvolvidas (figura 5). Atualmente cinco espécies pertencem a esse gênero: *Nectomys apicalis* Peters, 1860; *Nectomys grandis* Thomas, 1897; *Nectomys palmipes* J. A. Allen e Chapman, 1893; *Nectomys rattus* Pelzeln, 1883; e *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) (Wilson & Reeder, 2005, Patton, Pardiñas e D’Elía, 2015). No Brasil estão presentes *N. squamipes* e *N. rattus*.

Descrições mais detalhadas podem ser encontradas em Bonvicino *et al.* (2008) e Patton, Pardiñas e D’Elía (2015) onde é descrito que a pelagem do dorso é castanho-escura e brilhante, seu ventre não apresenta um limite definido com as laterais, é esbranquiçado com algumas partes amareladas e as bases dos pelos acinzentadas. As orelhas são finamente revestidas por pelos em torno da base, quase nuas em direção à borda. Sua cauda é robusta, pouco pilosa, com pelos pequenos e mais densos na face ventral, algumas vezes formando uma espécie de quilha. As patas posteriores são grandes e robustas, com calcanhar estreito e palma larga, membranas interdigitais, e ainda uma franja de pelos prateados ao longo da margem externa da superfície plantar. Além disso, apresenta tufos ungueais curtos raramente atingindo a metade proximal das garras. Em relação às mamas apresentam quatro pares, peitoral, pós-axial, abdominal e inguinal.



Figura 5. Figura mostra um *Nectomys squamipes* (foto por Paulo Ricardo de Oliveira Roth)

São roedores semiaquáticos e ocorrem em brejos, lagos e ao longo de córregos na AS (Hershkovitz, 1944). Apresentam hábitos noturnos e passam um tempo considerável forrageando dentro da água (Moojen, 1952, Alho, 1982), são onívoros e se alimentam de fungos, matéria vegetal, frutas, sementes, invertebrados (artrópodes e caracóis) e vertebrados (Alho, 1981; Crespo, 1982).

As espécies desse gênero apresentam distribuição em regiões tropicais da América Central e do Sul. Desde a Nicarágua no norte, indo para o sul em uma linha desenhada a partir da costa do Equador passando pela bacia de drenagem da Amazônia no Peru e Bolívia até a costa do Rio Grande do Sul, no Brasil (Hershkovitz, 1944). Roedores da espécie *Nectomys squamipes* são geralmente encontrados em várzeas, terra firme, cerrado, florestas tropicais secas e úmidas, e em florestas subtropicais (Handley, 1976; Alho, 1982). Constroem seus ninhos em densas vegetações rasteiras ou embaixo de troncos e raízes emaranhadas (Hershkovitz, 1944; Moojen, 1952).

1.5 O gênero *Cerradomys* Weksler, Percequillo e Voss, 2006

O gênero foi descrito na revisão do gênero *Oryzomys* por Weksler *et al.* (2006) a partir do grupo da espécie *Oryzomys subflavus*. Seu monofiletismo foi demonstrado em diversos trabalhos moleculares (Bonvicino e Moreira, 2001; Bonvicino, 2003; Brooks *et al.*, 2004). Além disso, esse grupo também foi bastante estudado com abordagens morfológicas e cariológicas (Bonvicino *et al.*, 1999; Bonvicino, 2003; Bonvicino *et al.*, 2014; Brooks *et al.*, 2004; Langguth e Bonvicino, 2002; Percequillo *et al.*, 2008; Tavares *et al.*, 2011) aumentando a diversidade do grupo, que em 2002 apresentava somente uma espécie, *Cerradomys subflavus* (Wagner, 1842), e atualmente apresenta sete espécies: *C. maracajuensis* (Langguth & Bonvicino, 2002), *C. marinhui* (Bonvicino, 2003), *C. scotti* (Langguth & Bonvicino, 2002), *C. subflavus*, *C. langguthi* Percequillo, Hingstaher & Bonvicino, 2008, *C. vivoi* Percequillo, Hingst & Bonvicino, 2008, *C. goytaca* Tavares, Pessôa & Gonçalves, 2011, e *C. akroai* Bonvicino, Casado & Weksler, 2014.

As espécies do gênero apresentam tamanho médio a grande, com a cauda maior que o comprimento do corpo. A coloração do dorso varia de castanho-escura a castanho-amarelada, com pelos mais claros nas laterais e limite pouco definido com o ventre, que é esbranquiçado ou amarelado. A cabeça é da cor do dorso, exceto em *C. subflavus* que possui a cabeça acinzentada. Sua cauda é pouco pilosa. As patas são longas e estreitas, geralmente com a região superior recoberta de pelos claros. Apresentam quatro pares de mamas: peitoral, pós-axial, abdominal e inguinal (Figura 6) (Bonvicino *et al.*, 2008).

Roedores desse gênero ocorrem em sua maioria na diagonal seca da AS, que se estende do nordeste do Brasil e passa pelo sudeste da Bolívia, nordeste do Paraguai e inclui os biomas da caatinga, cerrado e chaco (Bonvicino, 2003; Costa, 2003). Além disso, *C. goytaca* ocorre em região de restinga do litoral do Rio de Janeiro e apresenta certo grau de arborealidade (Tavares *et al.*, 2011).



Figura 6. A figura mostra um *Cerradomys vivoi*.(foto de Leila Pessôa)

1.6 Morfologia funcional e ecologia

O estudo de morfologia dos vertebrados é antigo, mas somente a partir de 1950 a morfologia começou a ser estudada de forma funcional e evolutiva em vertebrados (Bock, 1994). A Classe Mammalia apresenta representantes em uma grande variedade de habitats (por exemplo: terrestre, arborícola, aquático) e apresentam morfologias diversificadas com diferentes níveis de especialização que auxiliam na ocupação dos mesmos (Feldhamer *et al.*, 2003). Em Cetacea Brisson, 1762, por exemplo, as narinas são posicionadas anteriores às orbitas e os membros posteriores são ausentes, o que facilita a ocupação do meio aquático (Ousborn, 1903). Outro exemplo são os quirópteros, única ordem de mamíferos com voo verdadeiro. Apresentam membranas finas e elásticas entre seus dedos das patas dianteiras que se alongam até a parte distal de suas patas traseiras (patágio). Além disso, seus ossos são longos, finos, tubulares e leves, e as falanges das mãos são extremamente alongadas (Kunz e Racey, 1998).

Alguns roedores apresentam diferentes especializações de locomoção, e nesses roedores com hábito especializado algumas das modificações morfológicas externas encontradas são: membrana interdigital desenvolvida e redução do pavilhão auditivo em roedores semi-aquáticos (Voss, 1988; Samuels and Van Valkenburgh, 2008); um patágio que se estendem da lateral do corpo até a região distal dos membros, e apresentam úmero e fêmur alongados, em roedores planadores (Samuels and Van Valkenburgh, 2008); patas traseiras muito mais desenvolvidas do que as dianteiras e uma cauda mais alongada, em roedores saltatoriais (Samuels and Van Valkenburgh, 2008).

Além disso, também são encontradas mudanças no esqueleto, por exemplo, em roedores sigmodontíneos de hábitos semi-aquáticos os ossos são relativamente robustos, os fêmures são curtos e as patas traseiras longas; roedores arborícolas possuem úmeros e dígitos relativamente alongados e patas dianteiras e traseiras igualmente proporcionais; já os roedores fossoriais apresentam antebraços e dígitos curtos e elementos dos membros posteriores reduzidos (Samuels & Van Valkenburgh, 2008). A análise dessa variação da morfologia, que ocorrem ao longo da ontogenia, se mostram relevantes para o entendimento de padrões evolutivos neste grupo (Mora *et al.*, 2003; Woodman & Morgan, 2005; Carrizo *et al.*, 2013; Coutinho *et al.*, 2013).

1.7 Alometria e evolução

Um dos aspectos mais fundamentais no desenvolvimento de um indivíduo é a variação do seu tamanho que geralmente está associada à variação na forma. Ao estudo dessa relação entre o tamanho e forma dá-se o nome de “alometria”. Esse nome surgiu no início do século passado em um trabalho de Huxley e Teissier (1936) onde eles concordaram em apresentar uma nova nomenclatura para evitar confusão no campo de estudo de crescimento relativo. Nesse trabalho foi apresentada a seguinte fórmula para quantificar o crescimento relativo:

$$y = bx^k$$

Onde k equivale ao coeficiente alométrico, b é associado a constante, e y representa a magnitude da região do corpo que está crescendo em relação ao tamanho do corpo x . No mesmo trabalho ele afirma essa fórmula pode ser expressa com valores logaritmizados que gera um gráfico com retas lineares e facilita a detecção de crescimento alométrico:

$$\log y = k \log x + \log b$$

Os valores encontrados em k vão indicar o tipo de crescimento em relação ao corpo encontrado na região y . Quando $k > 1$ a alometria é caracterizada como positiva, ou seja, a região y cresce em maior taxa que x ; quando $k < 1$ a alometria é negativa, o que indica que y cresce em taxa menor do que x ; e quando $k = 1$ o crescimento é isométrico, ou seja, y cresce na mesma taxa que x .

A análise alométrica foi uma das primeiras ferramentas morfométricas desenvolvidas para revelar mudanças ontogenéticas ou evolutivas na forma de um indivíduo como consequência da mudança de tamanho de órgãos ou do corpo (Gayon, 2000). Na figura 7 são descritos três níveis de alometria (Klingenberg, 1996):

- **Alometria estática** - se caracteriza pela análise da variação do tamanho e forma em indivíduos da mesma população e idade.
- **Alometria ontogenética** - estuda a variação do tamanho e forma ao longo da

ontogenia de indivíduos de uma espécie;

- **Alometria evolutiva** - estuda a variação do tamanho e forma entre espécies contemporâneas que compartilham um ancestral comum.

Ao longo dos anos o estudo da alometria se desenvolveu com o surgimento de novas técnicas e tecnologias. Atualmente sabe-se que alometria não está limitada a pares de medidas, visto que em muitos dados multivariados quando são gerados os gráficos de todas as medidas log transformadas par a par é possível observar relações aproximadamente lineares (Klingenberg, 1996). Assim, é possível generalizar a abordagem alométrica elaborada por Huxley para o universo multivariado.

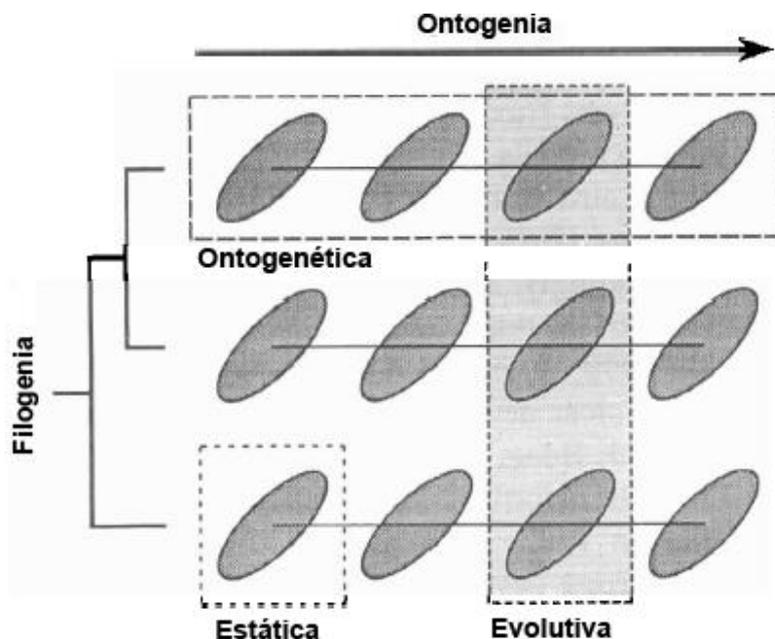


Figura 7. Figura modificada de Klingenberg (1996) exemplificando os tipos de alometria. Os círculos representam conjuntos de indivíduos e os pontilhados destacam os três tipos de alometria

Trabalhos recentes utilizam a análise da morfologia em conjunto com a alometria para elucidar padrões de evolução morfológica em diversos grupos de mamíferos (Cardini *et al.*, 2005; Cardini & Thorington, 2006) incluindo roedores sigmodontíneos, que apresentam uma grande diversidade de hábitos e modificações morfológicas correlacionadas aos seus habitats (Carrizo *et al.*, 2013; Coutinho *et al.*, 2013).

Embora *N. squamipes*, *H. sciureus* e *C. vivoi* tenham sido objeto de diversos estudos morfológicos e genéticos, até o momento nenhum deles explorou aspectos da alometria ontogenética e evolutiva e sua relação com seu hábito. Assim, este trabalho se propõe a estudar esses roedores sob esta perspectiva.

2 Objetivos

Os objetivos desse estudo são:

- Descrever as mudanças qualitativas da morfologia externa relacionadas ao hábito semi-aquático ao longo da ontogenia em *Holochilus sciureus* e *Nectomys squamipes*;
- Descrever as mudanças quantitativas da morfologia externa e craniana relacionadas ao hábito semi-aquático ao longo da ontogenia em *Holochilus sciureus* e *Nectomys squamipes*
- Traçar trajetórias alométricas bivariadas para descrever os padrões de crescimento das duas espécies semi-aquáticas;
- Traçar trajetórias alométricas multivariadas a fim de reconhecer os padrões de crescimento das duas espécies semi-aquáticas e da espécie terrestre;
- Comparar as trajetórias alométricas e a morfologia dos roedores semi-aquáticos ao de *Cerradomys vivoi* (espécie terrestre enfocada neste estudo)

3 Material e métodos

3.1 Espécimes analisados

Os espécimes analisados estão depositados na Coleção de Mamíferos do Museu Nacional/UFRJ. Foram examinados indivíduos de *Holochilus sciureus* dos estados de Alagoas, Ceará e Pernambuco; indivíduos de *Nectomys squamipes* provenientes dos estados da Bahia e Alagoas; e indivíduos de *Cerradomys vivoi* coletados na Bahia. O material foi triado e categorizado em classes de idade relativa baseadas no desgaste da coroa dos molares.

Na classificação das amostras utilizamos categorizações etárias já existentes na literatura para *Holochilus sciureus* desenvolvida em Carrasco (2013), para *Cerradomys vivoi* em Brandt & Pessoa (1994) e descritas a seguir. Para *Nectomys squamipes* uma nova classificação foi desenvolvida neste estudo.

A classificação a seguir (Carrasco, 2013) foi utilizada para *Holochilus sciureus* e pode ser vista na figura 8:

- Classe 1 – M1 e M2 com a coroa do dente alta e as cúspides com o esmalte cobrindo quase completamente a dentina; M3 não eclodido.
- Classe 2 – M1 e M2 com cúspides mais baixas e apresentando áreas de dentina mais expostas em relação à classe um; M2 apresenta um aumento de superfície da coroa na região do metacone; M3 eclodido, cúspides revestidas de esmalte que cobre quase completamente a dentina; região anterior, protocone e paracone, formando uma ilha sem contado direto com os demais elementos da coroa.
- Classe 3 – M1 e M2 com cúspides mais desgastadas e com a superfície de dentina mais exposta em relação à classe dois, porém sem dentina aparente no muro. Cúspides do M3 com maior exposição de dentina em relação à classe dois; protocone e paracone ainda separados do restante da superfície da coroa, porém mais próximos do que na classe anterior.

- Classe 4 – M1 e M2 com uma maior superfície de dentina exposta nas regiões das cúspides em relação à classe três, unindo-se as bacias de dentina entre o hipocone e o metacone. Superfície de oclusão do M3 apresentando contato entre o esmalte de parte anterior da coroa (protocone e paracone) com o esmalte da parte posterior (hipocone e metacone), além de um aumento das superfícies de dentina, em relação à classe três, nas regiões entre as cúspides.
- Classe 5 – M1 e M2 com cones mais largos e uma maior superfície de dentina, em relação à classe quatro; bacias entre cúspides ligadas por canais com dentina exposta. M3 com uma ligação estreita de dentina da região anterior com o resto do dente, expondo o muro anterior; há também um aumento da superfície de dentina entre cúspides em relação à classe quatro.
- Classe 6 – M1, M2 e M3 com amplas bacias de dentina, dificultando a delimitação dos elementos da coroa do dente. Raízes dos molares bem expostas.

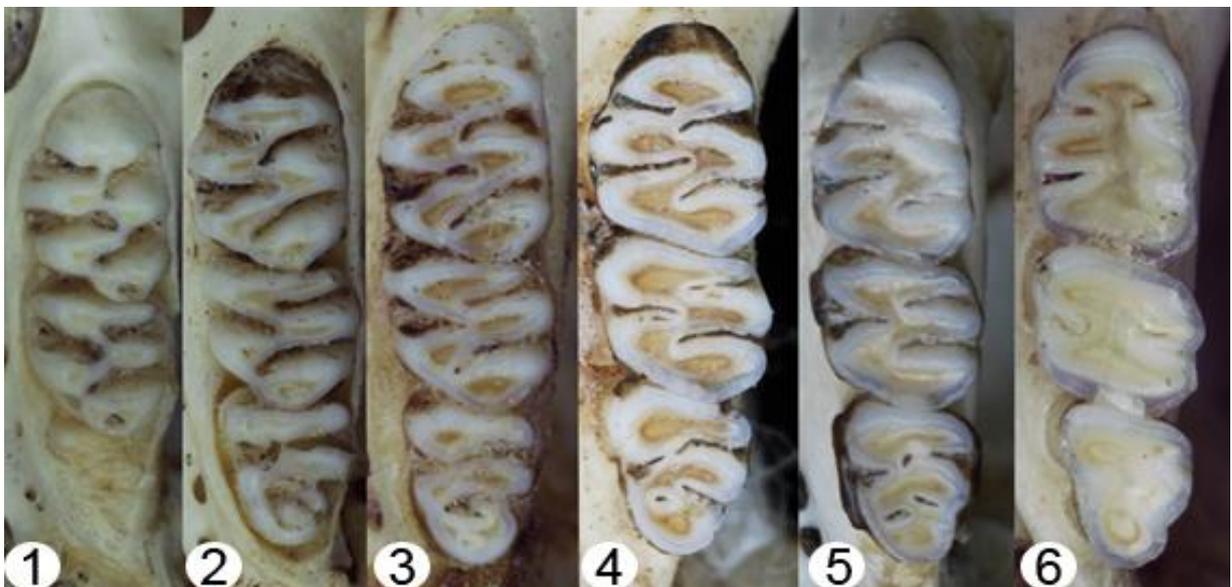


Figura 8. Série molar superior direita de *Holochilus sciureus*, representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a seis (modificada de Carrasco, 2013).

A classificação a seguir (Brandt & Pessoa, 1994) foi utilizada para *Cerradomys vivoi* e pode ser vista na figura 9:

- Classe 1 – M1, M2 e M3 eclodidos e não gastos;
- Classe 2 – Desgaste na superfície oclusal superior do M3 e nas cúspides do metacone e hipocone;
- Classe 3 – M1 e M2 mostram cúspides com desgaste moderado, dobras do mesoflexo e posteroflexo podem estar ausentes ou aparecem como ilhas de esmalte. M3 com desgaste no hipocone e protocone, metacone ausente ou vestigial, dobras isoladas, exceto o paraflexo;
- Classe 4 – M1 e M2 com as cúspides próximas as margens da coroa, mesoflexo e posteroflexo geralmente ausentes. M3 com protocone e hipocone vestigiais ou ausentes, metacone ausente, dobras são ilhas de esmalte;
- Classe 5 – Dentes muito desgastados, cúspides de M1 e M2 na margem da coroa ou ausentes. M3 com um paracone distinto, dobras isoladas ou ausentes.

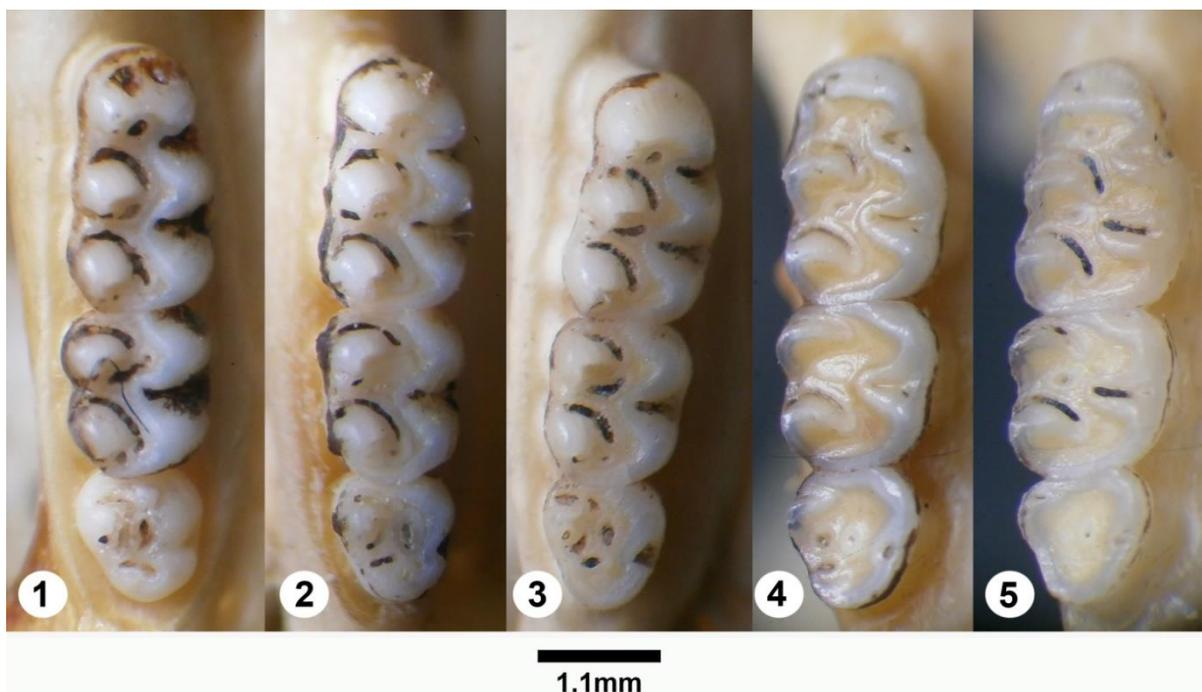


Figura 9. Série molar superior direita de *Cerradomys vivoi*, representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a cinco.

3.2 Análises qualitativas

Após a classificação dos espécimes em categorias etárias foi possível fazer a análise qualitativa da morfologia externa. As observações foram feitas utilizando três espécimes em cada classe de idade relativa em *H. sciureus* e *N.squamipes*, totalizando 18 indivíduos. Mas para *C. vivoi*, por ter somente cinco classes de idade relativa, foram analisados mais de três espécimes por classe totalizando também 18 indivíduos. Desta forma, foi possível compreender como as modificações se estabelecem ao longo da ontogenia. Assim, foram observadas pelas das três espécies focando em regiões que provavelmente apresentariam modificações morfológicas relacionadas ao hábito.

Na literatura estão descritas diversas modificações morfológicas relacionadas ao meio aquático e que os animais apresentam graus de diferenciação dependendo de quão relacionados eles estão a esse meio. O exemplo mais extremo são os cetáceos, que apresentam o deslocamento da narina anterior às órbitas, perda dos membros traseiros e perda do pavilhão auditivo, entre outras (Osburn, 1903; Smith & Savage, 1955; Reis *et al.*, 2011). Também existem relatos na literatura sobre caracteres modificados para o hábito semi-aquático (roedores africanos, europeus e americanos) onde geralmente se destacam as patas traseiras e a cauda (Peterhans & Patterson, 1995; Samuels & Van Valkenburgh, 2008).

Com base nessa informação e nas características definidas por Voss (1988) para roedores semi-aquáticos da tribo Ichthyomyini, observamos as seguintes estruturas externas: (1) o nível de desenvolvimento da membrana interdigital da pata traseira e (2) a presença ou ausência da mesma; (3) caracterização da pelagem presente nas patas traseiras; (4) pelagem e morfologia da cauda.

3.3 Análises quantitativas

3.3.1 Obtenção das medidas externas e cranianas

Para as análises morfométricas selecionamos o maior número possível de indivíduos de um mesmo município, e quando necessário de municípios próximos, para cada espécie a fim de diminuir a chance de erro devido a variação geográfica. Assim, para *H. sciureus* foram utilizados ao todo 117 espécimes dos municípios de Limoeiro de Anadia, Quebrangulo e Viçosa, em Alagoas. Para *N. squamipes* utilizamos ao todo 83 espécimes dos municípios de Anadia, Capela, e Viçosa, em Alagoas, e ,por haver somente quatro indivíduos da classe um para estas localidades, também utilizamos indivíduos do município de Ilhéus, na Bahia. Por fim, para *C. vivoi* utilizamos ao todo 131 indivíduos do município de Feira, Jequié, Palmeiras e Seabra, na Bahia. Foram utilizados 15 indivíduos de cada classe de idade (quando possível) para cada espécie tanto para a análise das medidas externas, quanto para as medidas de crânio e mandíbula.

Análises morfométricas foram efetuadas utilizando as medidas corporais externas, exemplificadas das figuras 10, 11, e 12, presentes nas fichas do Serviço Nacional da Peste (SNP) ou em etiquetas de campo dos espécimes: comprimento do corpo (CC), comprimento da cauda(C), comprimento do pé (Pé), e comprimento da orelha (O). Também foram utilizadas medidas de crânio e mandíbula, feitas com auxílio de um paquímetro. Assim, foi possível analisar como as mudanças alométricas se comportam ao longo da ontogenia e sua possível relação com o hábito.

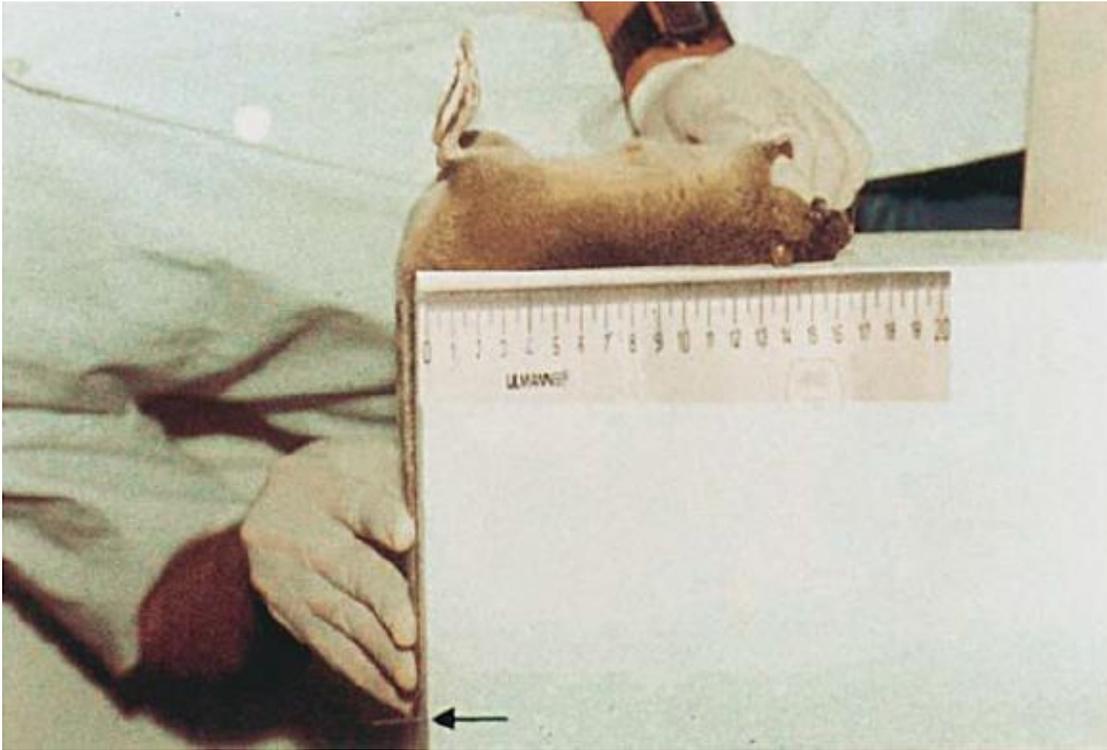


Figura 10. Mensuração do comprimento do corpo e comprimento da cauda, modificado de Funasa, 2002.



Figura 11. Mensuração do comprimento do pé, modificado de Funasa, 2002.



Figura 12. Mensuração do comprimento da orelha interna, modificado de Funasa, 2002.

As medidas cranianas e foram definidas com base nos critérios sugeridos em Voss (1988). Elas podem ser observadas na Figura 13 e são listadas a seguir:

- altura da caixa craniana (ACC) – do côndilo occipital ao ponto mais alto do parietal;
- altura do rostro (AR) – altura do rostro a partir da sutura entre o pré maxilar e o maxilar na face ventral ao nasal na face dorsal;
- comprimento côndilo-incisivo (CCI) – da face externa do condilo accipital a margem anterior dos incisivos;
- comprimento do diastema (CD) – da margem posterior do incisivo à margem anterior do primeiro molar;
- comprimento do nasal (CN) – da extremidade anterior a extremidade posterior do osso nasal;

- largura da bula (LB) – da margem posterior a margem anterior da bula auditiva;
- largura da caixa craniana (LCC) – maior largura entre as extremidades laterais do parietal;
- largura da pré-maxila (LPM) - largura da pré-maxila no ponto das suturas entre pré-maxila e maxila;
- largura do forâmen incisivo (LFI) – maior largura do forâmen incisivo;
- largura do nasal (LN) – maior largura entre as extremidades laterais dos ossos nasais;
- largura do zigomático (LZ) – maior largura entre as extremidades externas dos arcos zigomáticos;
- largura dos côndilos occipitais (LCO) – maior largura entre a extremidade externas dos côndilos occipitais;
- menor largura interorbital (MLI) – menor largura interorbital entre os frontais;
- altura da mandíbula (AM) – maior altura entre a extremidade apical do processo coronoide à extremidade do processo angular ;
- comprimento da mandíbula (CM) – da base anterior do incisivo ao côndilo mandibular.

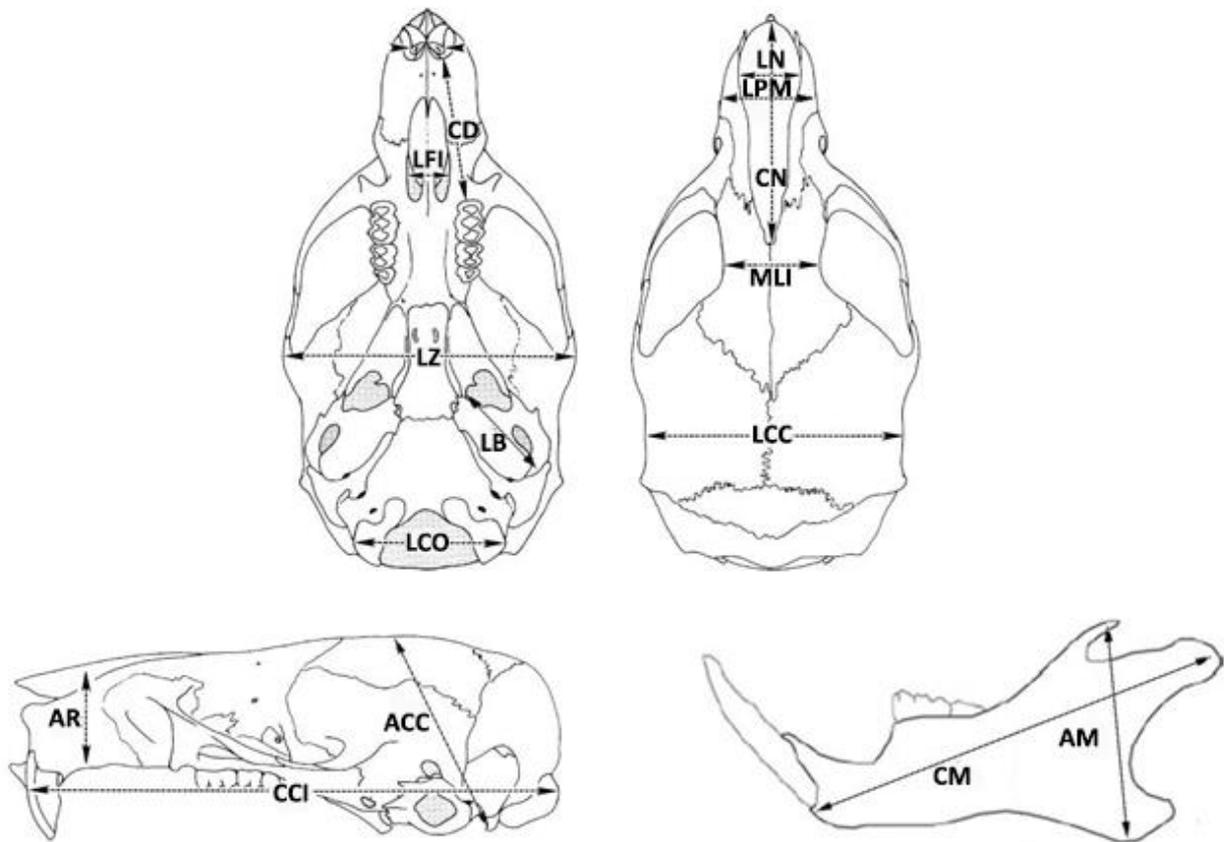


Figura 13. Ilustração das medidas cranianas utilizadas nesse estudo. Legenda: CD – comprimento do diastema, LFI – largura do forâmen incisivo, LZ – largura do zigomático, LB – largura da bula, LCO – largura dos cêndilos occipitais, LN – largura do nasal, LPM – largura da pré-maxila, CN – comprimento do nasal, MLI – menor largura interorbital, LCC – largura da caixa craniana, AR – altura do rostro, CCI – comprimento cêndilo-incisivo, ACC – altura da caixa craniana, CM – comprimento da mandíbula e AM - altura da mandíbula. Figura modificada de Voss (1988).

3.3.2 Análises estatísticas

As medidas foram analisadas de forma descritiva ao longo das classes de idade para obtenção de uma visão geral dos padrões em todas as espécies. Foram obtidas as médias e desvio padrão das medidas para cada classe de idade utilizando o programa R.

Como as análises multivariadas exigem que a matriz esteja completa, os valores ausentes foram estimados a partir do algoritmo de expectativa-maximização (em inglês “Expectation-Maximization” ou E-M) utilizando o programa R. Esse algoritmo é indicado para estimar as medidas ausentes em estudos de morfometria, pois não reduz a variância do conjunto de dados e possui uma grande tolerância em relação ao número de caracteres e dados ausentes (Strauss, Atanassov e Oliveira, 2003).

Por fim, todas as medidas foram log transformadas, pois logaritmos são valores independentes de unidade, tendem a apresentar relações mais lineares entre variáveis e tornam a variância mais homogênea (Klingenberg, 1996).

3.3.2.1 Alometria bivariada

Como já foi dito anteriormente, alometria é o estudo da variação da forma do corpo em consequência do aumento do tamanho das estruturas do mesmo e pode ser quantificada a partir da fórmula: $\log y = k \log x + \log b$, onde y equivale a magnitude da região do corpo que está crescendo em relação ao tamanho do corpo que é representado por x ; k equivale ao coeficiente alométrico; e b é o ponto de interceptação da reta no eixo y (Gayon, 2000). Com isso podemos quantificar o coeficiente alométrico (k) que vai representar um valor que indica o tipo de crescimento da estrutura y em relação tamanho do corpo x .

Assim, as trajetórias ontogenéticas bivariadas das medidas externas serão geradas com o tamanho do corpo sempre no eixo das abscissas e as outras variáveis no eixo das ordenadas. Para as medidas cranianas o comprimento cêndilo- incisivo (CCI) foi utilizado sempre no eixo das abscissas e as outras variáveis no eixo das ordenadas. O CCI foi escolhido por ser a

medida com a melhor estimativa do tamanho geral do crânio dentre as medidas utilizadas aqui.

Os coeficientes alométricos serão interpretados como em Lamarca (2014) onde os valores entre 0,9 e 1,1 foram interpretados como isometria, acima de 1,1 alometria positiva e abaixo de 0,9 alometria negativa, pois um coeficiente alométrico com valor igual a um é matematicamente improvável.

Para análises alométricas o modelo de regressão linear mais indicado é o modelo II, que considera as duas variáveis independentes na estimativa da reta (Martin & Barbour, 1989; Weston, 2003). Assim, a partir dos valores log transformados, foram calculadas as inclinações e ponto de intercepção da reta utilizando o método “Standard major axis” (SMA) com 1000 iterações no programa SMATR.

A análise foi feita para cada espécie e as medidas externas e medidas do crânio e mandíbula foram analisadas separadamente. Além disso, para as análises foram utilizados 15 indivíduos de cada classe de idade para cada espécie a fim de traçar as trajetórias ontogenéticas.

Os resultados mostram as trajetórias ontogenéticas de todas as espécies onde a inclinação representa o coeficiente alométricos. Então foram gerados gráficos no programa R utilizando o pacote *ggbiplot*.

Como em Weston (2006) os possíveis padrões de mudança nas trajetórias ontogenéticas foram classificados como:

- **Escalonamento ontogenético** ou “ontogenetic scaling” – onde as trajetórias apresentam a mesma inclinação e ponto de intercepção do eixo y, mas o comprimento da reta é diferente. Nesse caso a trajetória seria estendida ou truncada;
- **Deslocamento lateral** ou “lateral shift” – onde as trajetórias apresentam a mesma inclinação, mas o ponto de intercepção do eixo y é diferente. Isso implicaria em

mudanças durante o desenvolvimento pré-natal, que são amplificadas ao longo do desenvolvimento pós-natal seguindo as mesmas regras para cada espécie;

- **Direcional, com ou sem mudança lateral** – onde as trajetórias se diferenciam na inclinação e no ponto de interceptação do eixo y.

3.3.2.2 *Alometria multivariada*

Foi realizada a análise de principais componentes (em inglês “Principal Component Analysis“ ou PCA) dos dados log transformados. Essa análise resume a variação da amostra original em p variáveis ortogonais ao novo sistema de eixos chamados principais componentes (em inglês “principal component” ou PC). Nessa análise o primeiro componente principal é o eixo de maior variação, o segundo componente principal é o eixo com a segunda maior variação e assim sucessivamente. Como a amostra utilizada representa uma série ontogenética é esperado que o primeiro componente da análise correspondesse ao tamanho gerado pelo crescimento (Somers, 1986; Stein, 1988; Strauss, 2010). Mas isso só será verdadeiro se os coeficientes dos autovetores do PC1 forem de magnitude semelhante e apresentarem o mesmo sinal (+ ou -) (Jolicoeur e Mosimann, 1960).

As análises de PCA foram realizadas para cada espécie separadamente utilizando matriz de covariância. A partir dos autovetores do primeiro componente principal (PC1) foi possível calcular os coeficientes alométricos de cada variável multiplicando os valores dos autovetores pela raiz quadrada de p , onde p é equivalente ao número de variáveis da análise (Klingenberg, 1996). Os coeficientes alométricos multivariados também foram interpretados como em Lamarca (2014).

Além disso, com os autovetores do PC1 de cada espécie calculamos o produto interno par a par entre as três espécies a fim de calcular o coeficiente de correlação vetorial entre os grupos. Com esse teste é possível avaliar se as variáveis apresentavam a mesma direção no universo multivariado (Morrison, 1990). Se o resultado for próximo de 0,95 os vetores podem

ser considerados em ângulo próximo de 0 (zero) e assim podemos considerar todos no mesmo plano para realizar a análise de Flurry de principais componentes comuns (em inglês “Flurry’s common principal component analysis ou FCPCA) (Airoidi & Flurry, 1987). Essa análise estima os principais componentes em diferentes grupos considerando os parâmetros que são comuns para todos os grupos e os parâmetros que são específicos para cada grupo, possibilitando uma análise multivariada de todos os dados em conjunto.

Com os *scores* obtidos pela FCPCA foram geradas as trajetórias ontogenéticas a partir dos autovalores do primeiro e segundo componentes principais, assim, calculamos a inclinações (coeficiente alométrico) e os pontos de intercepção das retas para cada espécie como na alometria bivariada, utilizando o programa SMATR.

4 Resultados

4.1 Análises Qualitativas

4.1.1 Classificação etária da amostra

Os espécimes analisados de *H. sciureus* já haviam sido previamente classificados em Carrasco (2013), e para *Cerradomys vivoi* foram analisados e classificados 338 espécimes. Para os 383 crânios de *Nectomys squamipes* analisados, o padrão de desgaste mostrou seis classes de idade relativa. A descrição das diferenças das características das coroas dos molares em cada classe de idade é dada a seguir e podem ser observadas na figura 13:

- Classe 1 – M1 e M2 com a coroa do dente alta e as cúspides com o esmalte cobrindo quase completamente a dentina; M3 não eclodido.
- Classe 2 – M1 e M2 com cúspides mais baixas em relação à classe um. M3 eclodido, cúspides revestidas de esmalte que cobre quase completamente a dentina e com o hipoflexo evidente.
- Classe 3 – M1 e M2 com cúspides mais desgastadas e com a superfície de dentina mais exposta em relação à classe dois. Cúspides do M3 com maior exposição de dentina e com o hipoflexo menor em relação à classe dois.
- Classe 4 – M1 e M2 com cúspides mais baixas e com a superfície dos cones mais largas em relação à classe três. M3 com maior exposição de dentina e as cúspides mais baixas em relação a classe 3; hipoflexo quase inexistente.
- Classe 5 – M1 e M2 com cones mais largos e uma maior superfície de dentina, em relação à classe quatro; cúspides próximas às margens da coroa. M3 com bastante dentina aparente e cúspides baixas; sem hipoflexo

- Classe 6 – M1, M2 e M3 com cúspides muito baixas ou ausentes e grande exposição de dentina, dificultando a delimitação dos elementos da coroa do dente.

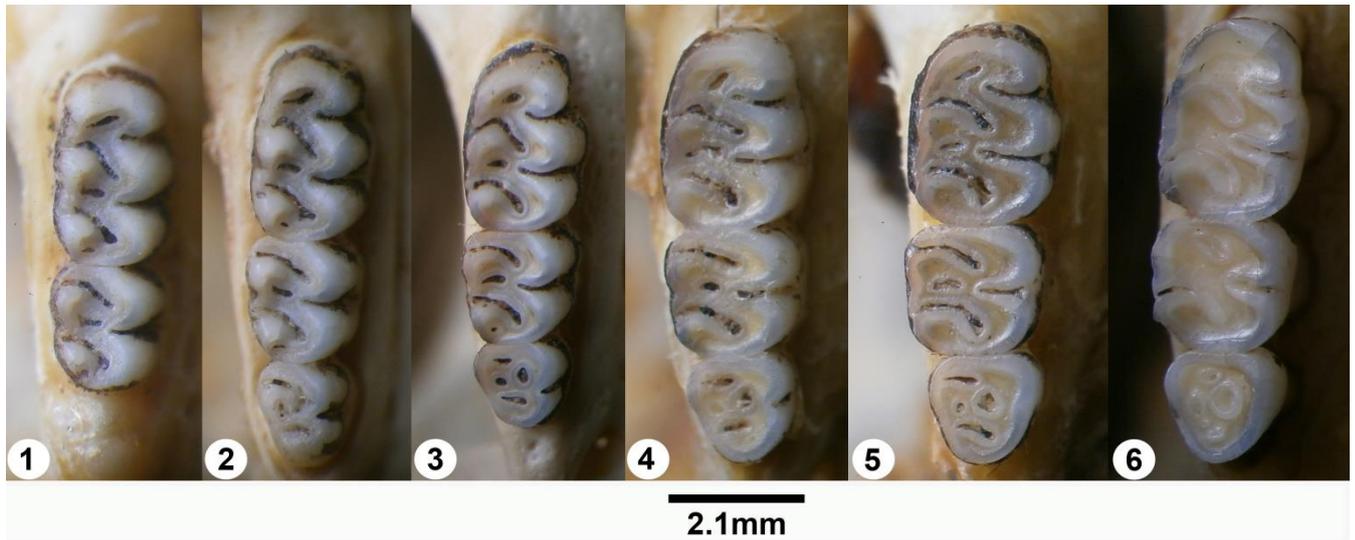


Figura 14. Série molar superior direita de *Nectomys squamipes*, representando as classes de idade relativa. Da esquerda para a direita, índices de um a seis (1-6).

Tabela 1. Número de indivíduos por classe de idade para as três espécies analisadas

Classe	<i>N. squamipes</i>	<i>H. sciureus</i>	<i>C. vivoi</i>
1	10	24	92
2	110	137	128
3	40	278	101
4	115	241	63
5	51	73	99
6	29	40	-
Total	383	837	338

4.1.2. Observação da morfologia externa

4.1.2.1. *Holochilus sciureus*

Em relação a *H. sciureus* foi observado na classe um que a pata traseira apresenta membrana interdigital parcial e esta é mais desenvolvida entre o 3º e 4º dígitos, passando pouco da metade da 1ª falange, enquanto a membrana entre o 2º e 3º dígitos não chega até a metade da 1ª falange (figura 15 – 1); os pelos ungueais são bem desenvolvidos (figura 15 – 1); há uma franja de pelos enrijecidos na margem lateral do 1º dígito da pata traseira (figura 16 – 1); a cauda possui pelos enrijecidos ao longo dela e na ponta há um pequeno acúmulo de pelos (figura 17 – 1).

Na classe dois a pata traseira apresenta a franja de pelos enrijecidos em ambas as margens (figura 16 – 2); a membrana entre o 3º e 4º dígitos passa da metade da 1ª falange (faltando cerca de $\frac{1}{4}$ da falange para chegar a articulação) e a membrana entre os 2º e 3º dígitos chega a metade da 1ª falange (figura 15 – 2).

A partir da classe três, a cauda de *H. sciureus* apresenta um padrão de pelagem onde a parte ventral da cauda apresenta mais pelos do que a dorsal desde a base, e a parte dorsal apresenta pelagem escassa até a região distal onde apresenta mais pelo (figura 17 – 3). Além disso, pelos dorsais são mais escuros do que os ventrais.

A classe quatro não apresenta nenhuma mudança significativa em relação a classe três, mas a classe cinco apresenta a membrana entre o 2º e 3º dígitos passando um pouco da metade da 1ª falange (figura 15 – 5). Por fim, a classe seis não apresentam nenhuma mudança significativa em relação a morfologia da classe cinco além de tamanho.

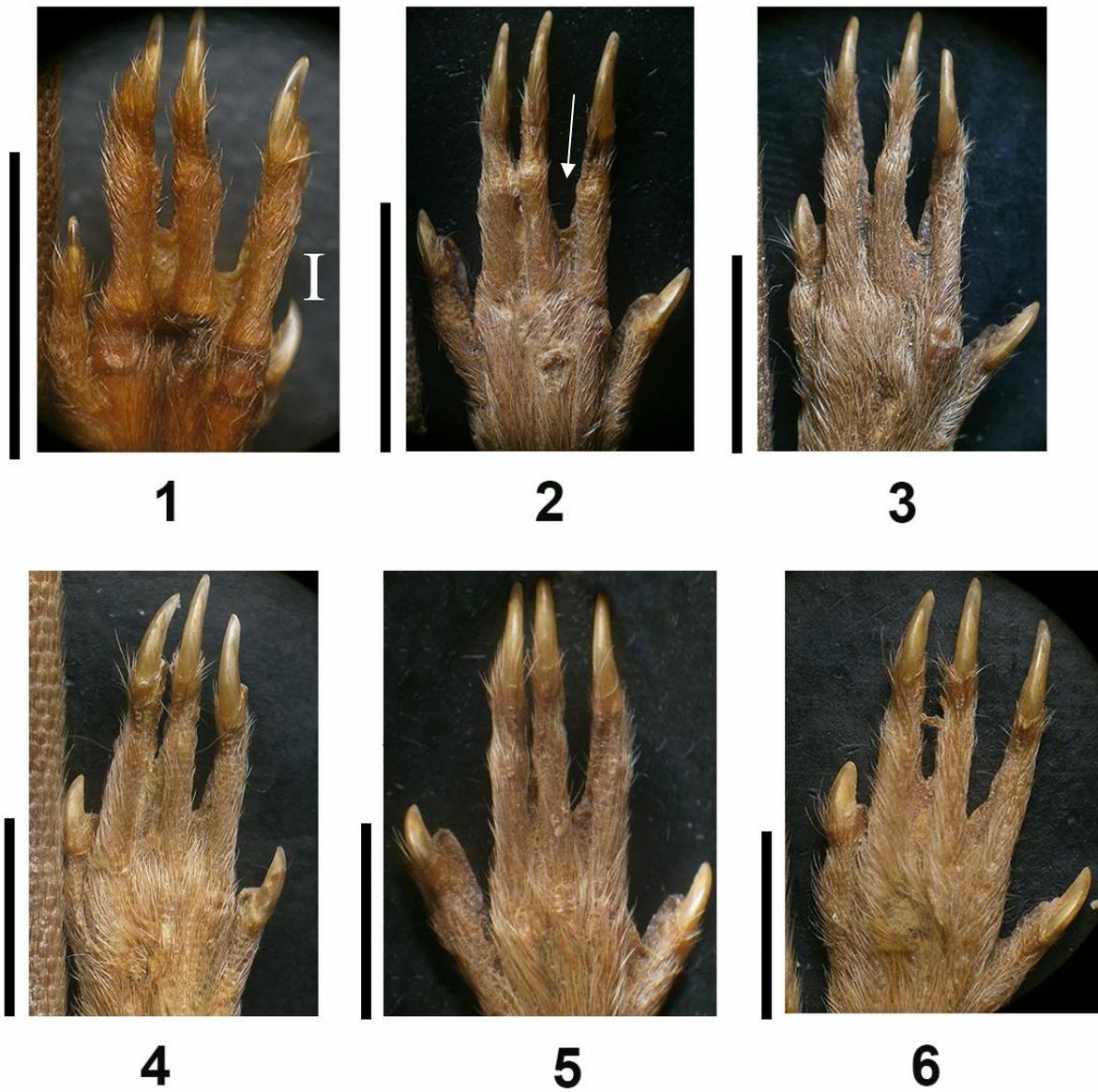


Figura 15. Variação da membrana interdigital da pata traseira em *Holochilus sciureus* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.

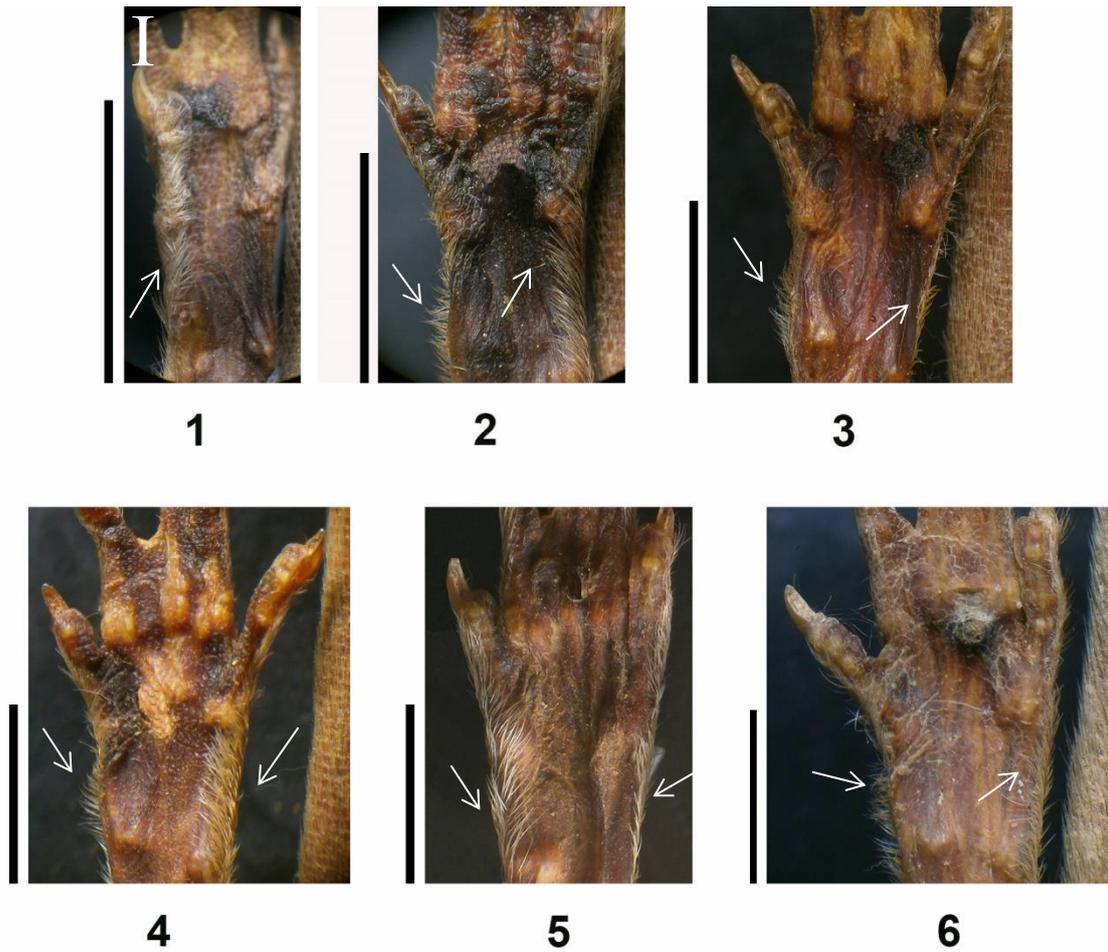


Figura 16. Variação da franja de pelos enrijecidos da pata traseira em *Holochilus sciureus* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.

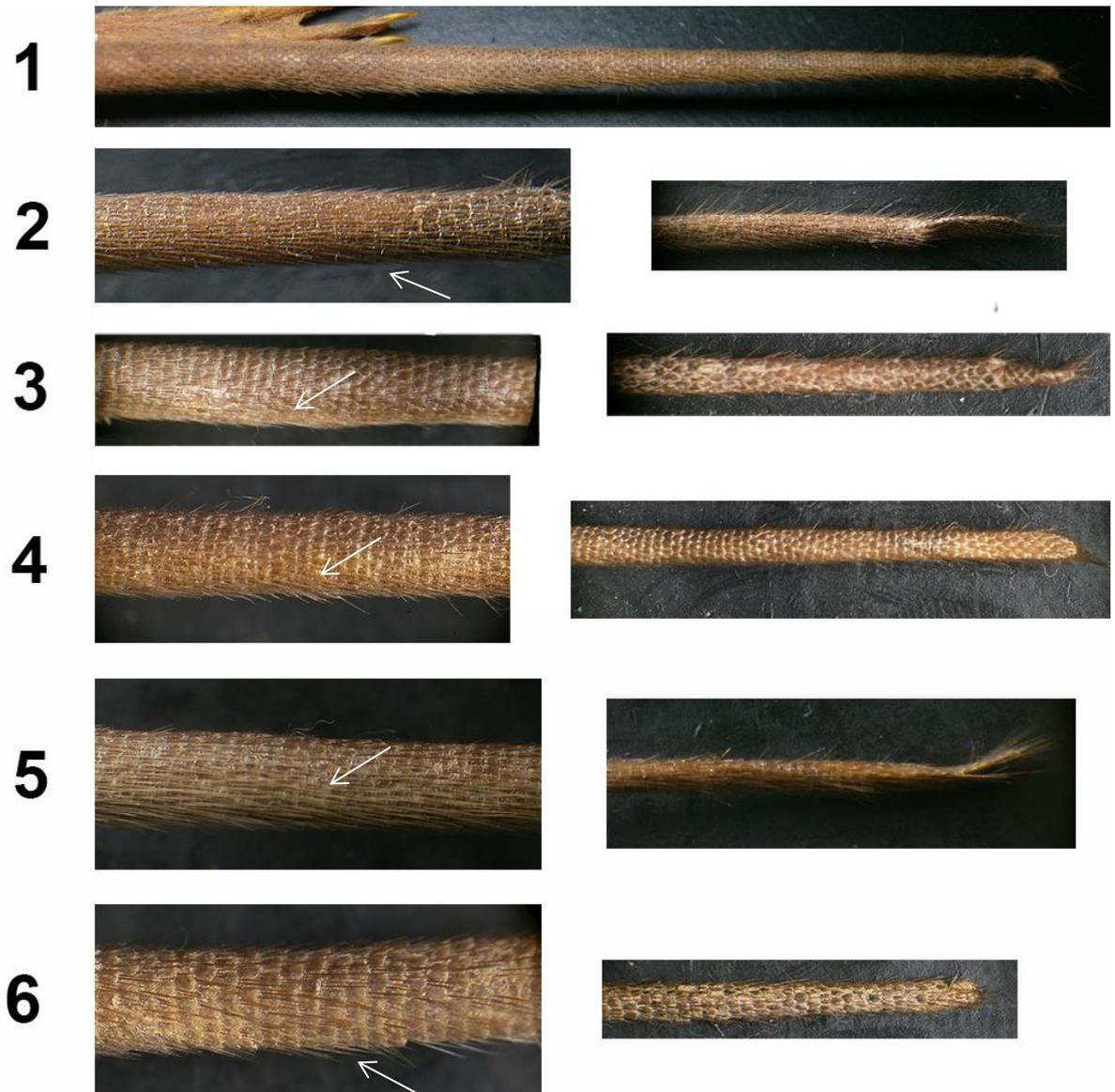


Figura 17. Vista lateral da cauda de *Holochilus sciureus* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). A partir da classe dois a figura da esquerda mostra a região proximal da cauda e a da direita a região distal

4.1.2.2 *Nectomys squamipes*

Foi observado na classe um que a pata traseira apresenta membrana interdigital parcial e esta é mais desenvolvida entre o 3º e 4º dígitos passando da metade da 1ª falange (faltando cerca de $\frac{1}{4}$ da falange para chegar a articulação) e a membrana entre o 2º e 3º dígitos chega a metade da 1ª falange (figura 18 – 1); pelos ungueais estão presentes e bem desenvolvidos (figura 18 – 1); há uma franja de pelos enrijecidos na margem lateral do 1º dígito da pata traseira com mais pelos e mais longa do que a franja observada em *H. sciureus* (figura 19 – 1); cauda com pelos enrijecidos ao longo dela e na ponta um acúmulo de pelos (figura 20 – 1).

Na classe dois é possível observar que os pelos da cauda estão mais rígidos e longos do que na classe anterior (figura 20 – 2); a membrana entre o 3º e 4º dígitos está muito próxima da articulação da 1ª e 2ª falange, e a membrana entre o 2º e 3º dígitos passa um pouco da metade da 1ª falange (figura 18 – 2).

Na classe três a membrana entre o 3º e 4º dígitos chega à articulação da 1ª e 2ª falange e a membrana entre o 2º e 3º dígito não se altera em relação a classe anterior (figura 18 – 3); os pelos da cauda ficam mais longos e abundantes no último terço dela na região dorsal, porém na região ventral os pelos são longos e abundantes desde a base da cauda (figura 20 – 3).

Na classe quatro a membrana entre o 3º e 4º dígitos não sofre mudanças significativas, e a membrana entre o 2º e 3º dígitos passa da metade da 1ª falange, faltando cerca de $\frac{1}{4}$ da falange pra chegar a articulação (figura 18 – 4). Por fim, as classes cinco e seis não apresentam nenhuma diferença significativa em relação a morfologia da classe quatro além de tamanho.



Figura 18. Variação da membrana interdigital da pata traseira em *Nectomys squamipes* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Barras representam escala de 10 mm.

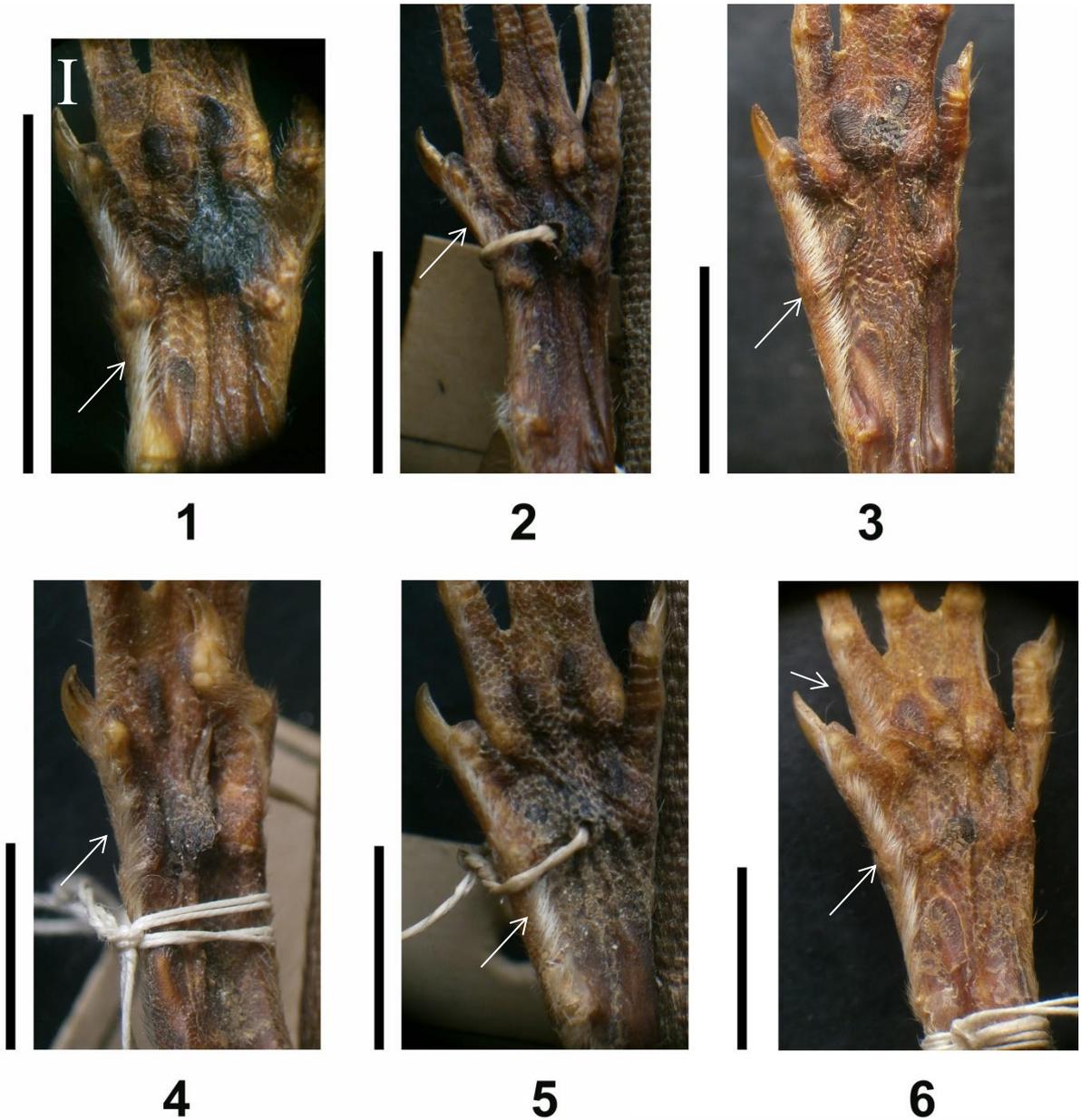


Figura 19. Franja de pelos enrijecidos presente na margem plantar do primeiro dígito da pata traseira em *Nectomys squamipes* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). Note a presença de franja também no segundo dígito da classe 6. Barras representam escala de 10 mm.

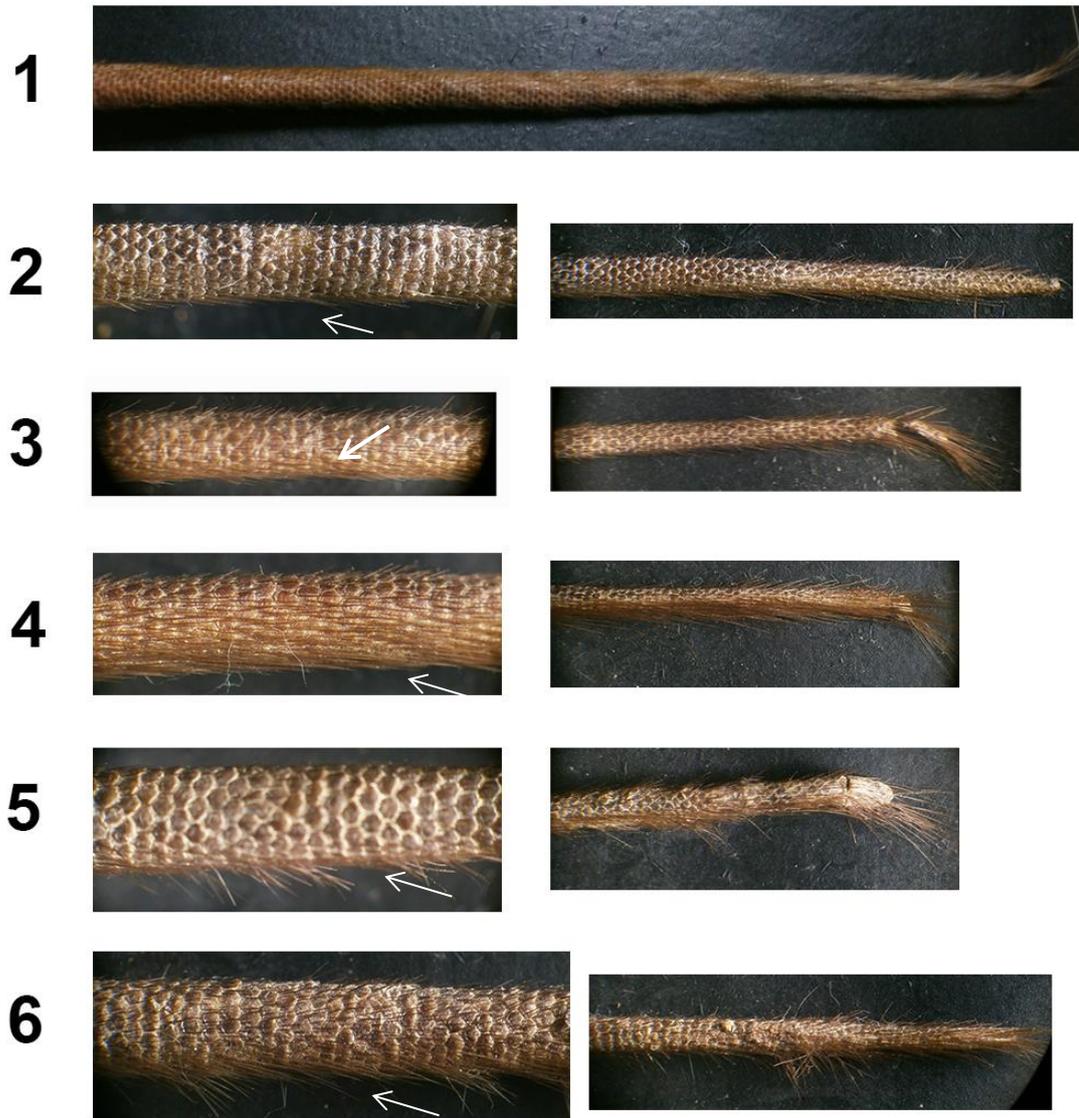


Figura 20. Vista lateral da cauda de *Nectomys squamipes* ao longo das classes de idade, de um a seis (1-6). A partir da classe dois a figura da esquerda mostra a região proximal da cauda e a da direita a região distal

4.1.2.3 *Cerradomys vivoi*

Foi observado que na classe um a pata traseira apresenta uma membrana interdigital parcial pouco desenvolvida, chegando quase a metade entre o 3º e 4º dígitos e alcançando cerca de $\frac{1}{4}$ entre o 2º e 3º dígitos (figura 21 – 1); os pelos ungueais das patas traseiras são abundantes e longos, chegando ao mesmo comprimento da unha (figura 21 – 1); em relação a cauda ela apresenta diferença apenas na coloração da pelagem dorsal e ventral, onde os pelos ventrais são mais claros do que os dorsais (figura 23 – 1); existe uma franja de pelos nas laterais das patas traseiras, porém, estes não são enrijecidos como nos roedores semi-aquáticos (figura 22 – 1).

Na classe dois nenhuma das características observadas parece sofrer alteração em relação à classe um. E na classe três a membrana interdigital se estende um pouco mais chegando à metade da falange entre o 3º e 4º dígitos e quase na metade entre o 2º e 3º dígitos (figura 21 – 3); os pelos ungueais e a cauda não sofrem nenhuma alteração significativa em relação a classe anterior.

Nas classes quatro (figura 21 – 4) e cinco (figura 21 – 5) a única alteração em relação as características observadas foi com relação aos pelos ungueais das patas traseiras que nessas classes apresentam alguns pelos que se alongam além do limite da unha. Em nenhuma das classes está presente a franja de pelos enrijecidos que é vista nas outras espécies.

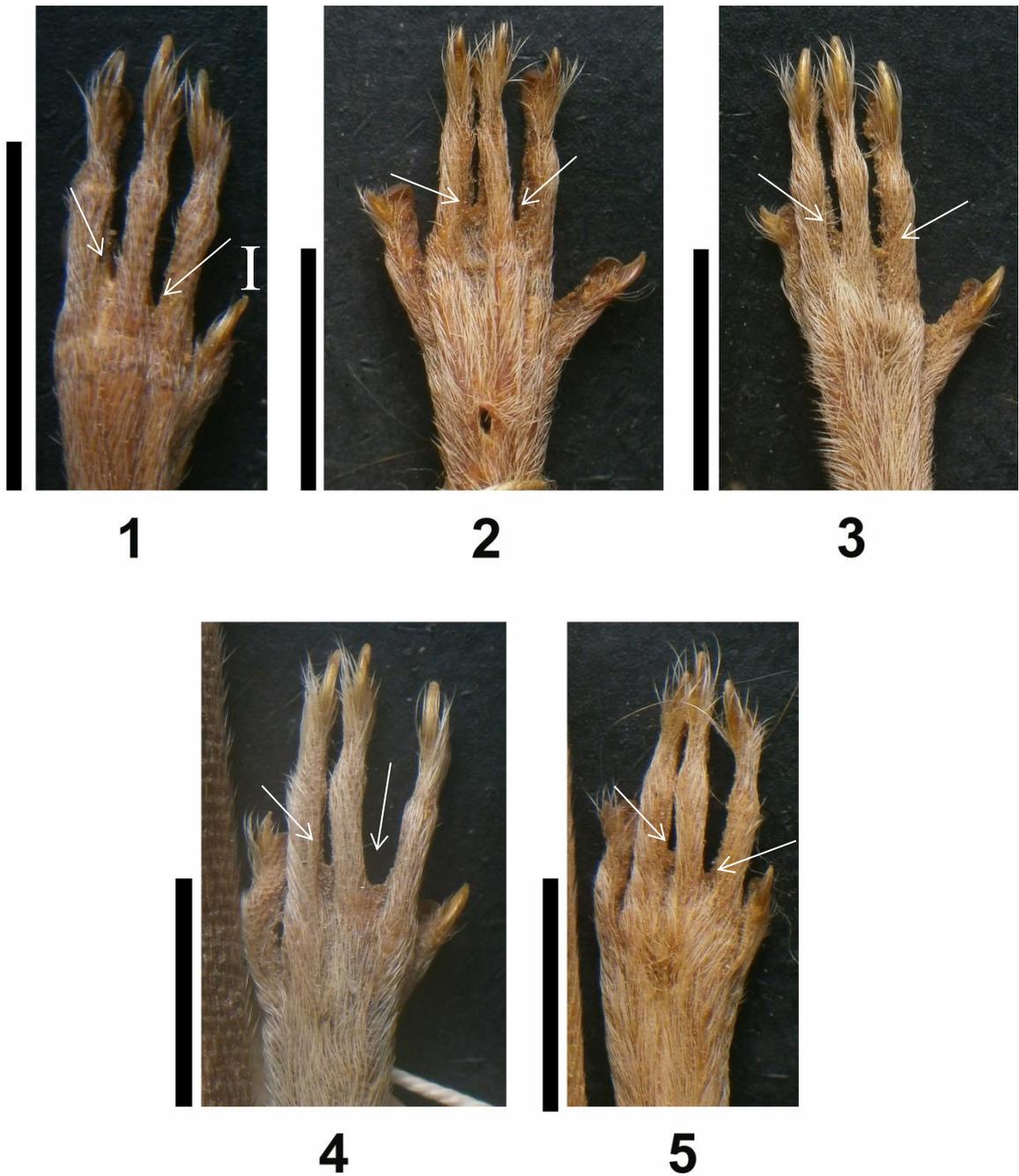


Figura 21. Variação da membrana interdigital da pata traseira em *Cerradomys vivoi* ao longo das classes de idade, de um a cinco (1-5). Barras representam escala de 10 mm.

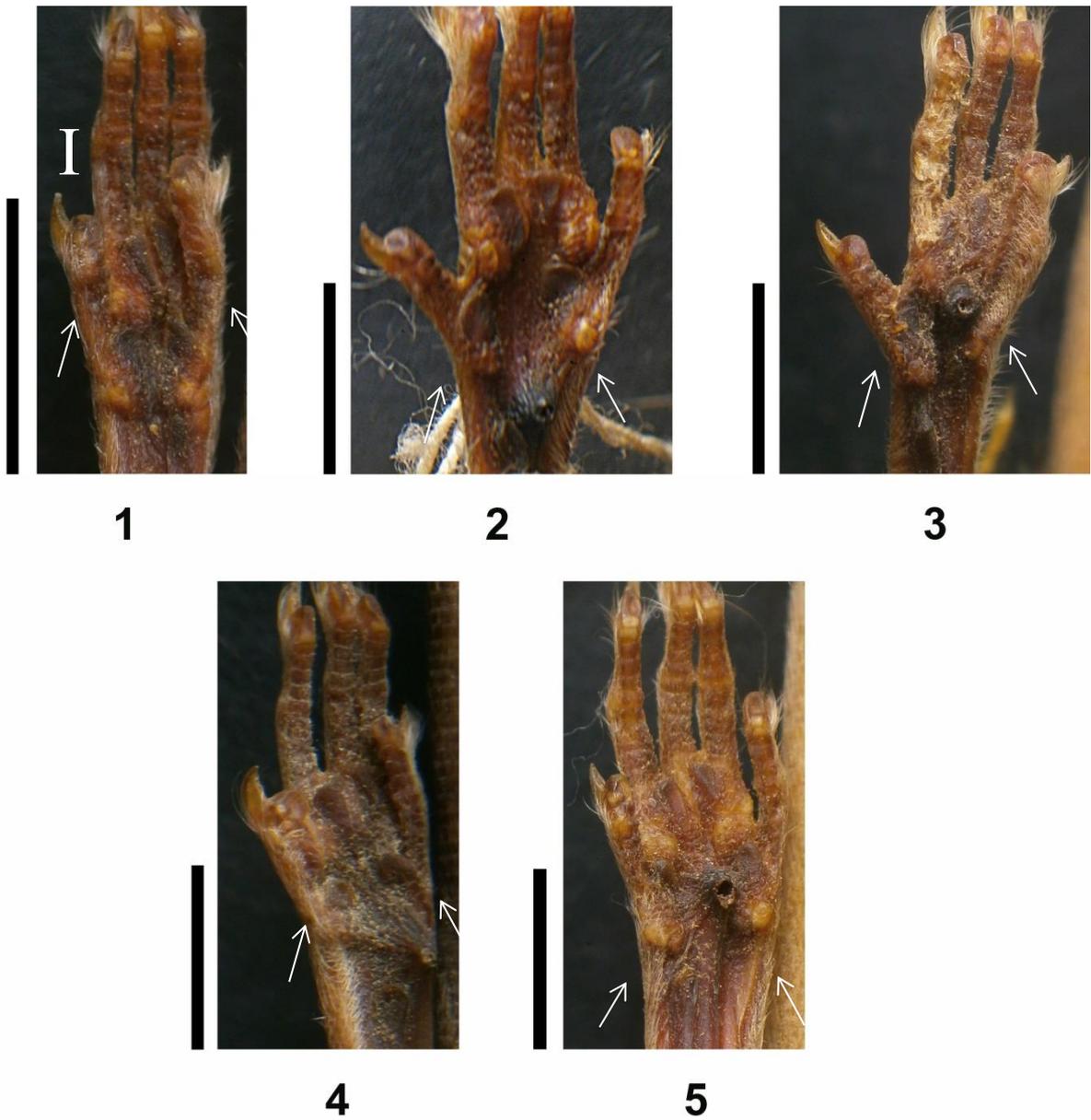


Figura 22. Franja de pelos da pata traseira em *Cerradomys vivoi* ao longo das classes de idade, de um a cinco (1-5). Barras representam escala de 10 mm.

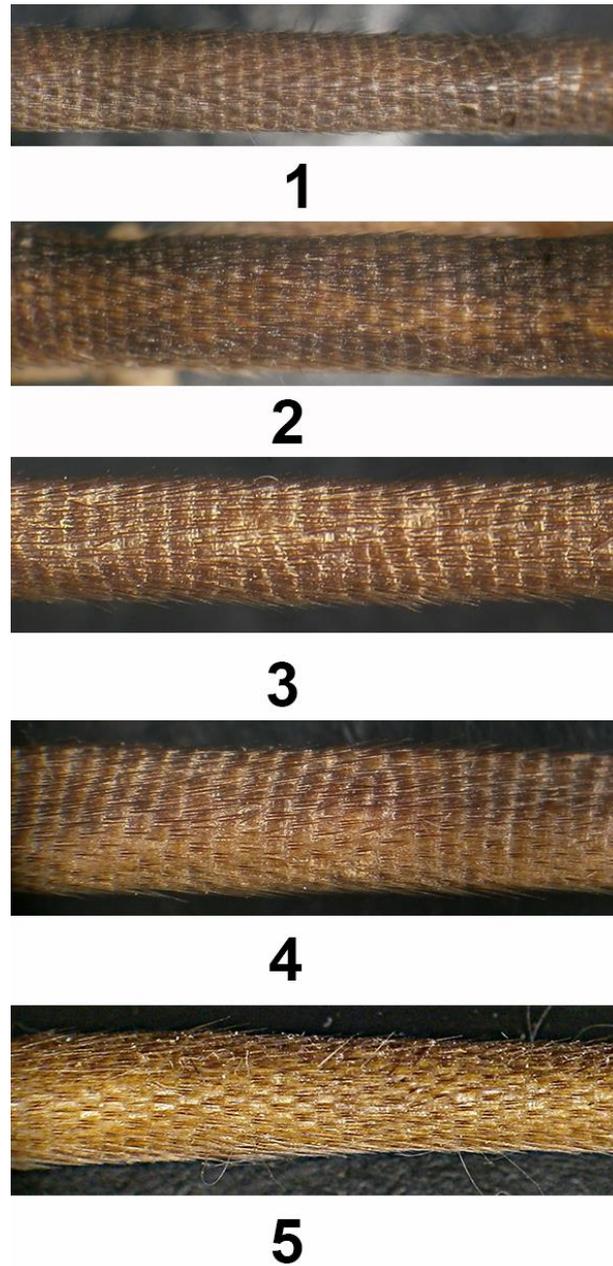


Figura 23. Vista lateral da cauda de *Cerradomys vivoi* ao longo das classes, de idade de um a cinco (1-5).

Tabela 2. Comparação dos níveis de desenvolvimento das modificações morfológicas ao longo da ontogenia das três espécies estudadas

	Membrana interdigital - 2º e 3º dígitos	Membrana interdigital - 3º e 4º dígitos	Franja de pelos enrijecidos	Pelagem da cauda
<i>H. sciureus</i> Classe 1	Quase alcança a metade da 1ª falange	Passa um pouco da metade da 1ª falange	Presente, margem lateral do dígito 1	Pelos enrijecidos e acúmulo de pelos na ponta
Classe 2	1/2 do comprimento da 1ª falange	3/4 do comprimento da 1ª falange	Presente, em ambas as margens laterais	Como no anterior
Classe 3	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Região ventral com pelos mais longos
Classe 4	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 5	Passa um pouco da metade da 1ª falange	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 6	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
<i>N. squamipes</i> Classe 1	1/2 do comprimento da 1ª falange	3/4 do comprimento da 1ª falange	Presente - margem lateral do dígito 1	Pelos enrijecidos e acúmulo de pelos na ponta
Classe 2	Passa um pouco da metade da 1ª falange	Próxima da articulação da 1ª e 2ª falange	Como no anterior	Mais longos do que na classe anterior
Classe 3	Como no anterior	Alcança a articulação da 1ª e 2ª falange	Como no anterior	Região ventral com pelos mais longos I
Classe 4	3/4 do comprimento da 1ª falange	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 5	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 6	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
<i>C. vivoi</i> Classe 1	1/4 do comprimento da 1ª falange	Quase alcança a metade da 1ª falange	Franja de pelos, porém, não enrijecidos	Cauda com diferença na coloração da pelagem dorsal e ventral
Classe 2	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 3	Quase alcança a metade da 1ª falange	1/2 do comprimento da 1ª falange	Como no anterior	Como no anterior
Classe 4	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior
Classe 5	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior	Como no anterior

4.2 Análises Quantitativas

4.2.1 Estatística descritiva das medidas externas

A partir das medidas externas foram calculados as médias e os desvios padrão para cada classe de idade relativa em *H. sciureus*, *N. squamipes* e *C. vivoi*. Os resultados para cada espécie são dados a seguir e se encontram na tabela 3, tabela 4 e tabela 5, respectivamente.

Tabela 3. Médias e desvios padrão das medidas externas em cada classe de idade para *H. sciureus*.

<i>Holochilus sciureus</i>				
Classes etárias	Cc	C	Pé	O
1	94,60 ± 20,39	88,00 ± 23,01	24,43 ± 7,26	12,39 ± 2,72
2	139,41 ± 17,41	124,66 ± 16,21	32,03 ± 3,70	16,37 ± 2,95
3	162,50 ± 16,66	141,21 ± 15,49	34,89 ± 3,076	17,93 ± 2,33
4	173,96 ± 16,33	151,08 ± 13,13	35,84 ± 3,79	18,36 ± 2,26
5	180,53 ± 16,00	154,57 ± 13,99	36,33 ± 5,07	18,17 ± 2,37
6	182,08 ± 25,46	154,05 ± 16,72	36,47 ± 3,55	17,77 ± 2,12

Tabela 4. Médias e desvios padrão das medidas externas em cada classe de idade para *N. squamipes*.

<i>Nectomys squamipes</i>				
Classe	Cc	C	Pé	O
1	112,00 ± 4,24	123,50 ± 4,94	34,00 ± 2,82	13,50 ± 0,70
2	158,33 ± 15,27	170,33 ± 25,28	41,42 ± 3,84	18,42 ± 1,80
3	182,27 ± 18,50	197,93 ± 18,66	42,72 ± 3,41	19,30 ± 2,06
4	193,31 ± 19,18	204,65 ± 25,07	42,51 ± 6,83	19,97 ± 2,07
5	203,92 ± 18,52	207,85 ± 28,49	44,00 ± 5,65	19,07 ± 1,63
6	209,00 ± 12,20	212,50 ± 15,32	44,40 ± 5,50	18,70 ± 2,35

Tabela 5. Médias e desvios padrão das medidas externas em cada classe de idade para *C. vivoi*.

<i>Cerradomys vivoi</i>				
Classe	Cc	C	Pé	O
1	112,68 ± 14,56	147,72 ± 15,16	29,5 ± 1,76	19,13 ± 1,58
2	121,31 ± 14,56	161,86 ± 17,21	31,44 ± 2,22	20,00 ± 2,28
3	131,21 ± 10,07	174,42 ± 13,67	30,92 ± 2,24	20,75 ± 1,91
4	137,375 ± 12,50	176,25 ± 15,81	31,75 ± 1,48	20,43 ± 1,86
5	142,28 ± 7,42	175,38 ± 10,40	31,23 ± 2,98	20,33 ± 3,65

4.2.2 Estatística descritiva das medidas de crânio e mandíbula

A partir das medidas de crânio e mandíbula foram calculados as médias e os desvios padrão para cada classe de idade relativa em *H. sciureus*, *N. squamipes* e *C. vivoi*. Os resultados para cada espécie são dados a seguir e se encontram na tabela 6, tabela 7 e tabela 8, respectivamente

Tabela 6. Médias e desvios padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para *H. sciureus*.

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
CD	6,518 ± 1,034	8,77 ± 0,658	10,292 ± 0,466	11,474 ± 0,776	11,809 ± 0,559	12,524 ± 0,390
LZ	14,821 ± 1,313	17,650 ± 0,720	19,254 ± 0,699	20,732 ± 0,970	20,829 ± 0,692	21,458 ± 0,767
LCO	6,599 ± 0,648	7,549 ± 0,182	7,911 ± 0,242	8,019 ± 0,271	7,936 ± 0,283	8,058 ± 0,311
LN	3,118 ± 0,310	3,770 ± 0,317	4,149 ± 0,228	4,359 ± 0,130	4,427 ± 0,195	4,651 ± 0,286
LPM	5,164 ± 0,419	5,814 ± 0,303	6,608 ± 0,287	6,879 ± 0,371	6,844 ± 0,266	7,015 ± 0,229
CN	10,000 ± 1,322	12,679 ± 1,112	14,434 ± 0,979	15,311 ± 0,899	15,559 ± 0,655	15,954 ± 0,714
MLI	4,345 ± 0,208	4,472 ± 0,192	4,526 ± 0,270	4,638 ± 0,322	4,542 ± 0,281	4,542 ± 0,292
LCC	13,042 ± 0,581	14,294 ± 0,335	14,678 ± 0,531	14,942 ± 0,649	15,056 ± 0,496	15,09 ± 0,460
AR	4,651 ± 0,535	5,821 ± 0,277	6,643 ± 0,429	7,147 ± 0,420	7,202 ± 0,332	7,574 ± 0,437
CCI	24,414 ± 2,924	30,617 ± 1,767	34,702 ± 1,474	36,914 ± 1,612	37,282 ± 1,384	38,96 ± 1,519
ACC	11,018 ± 0,711	12,485 ± 0,525	13,662 ± 0,439	14,008 ± 0,650	14,005 ± 0,697	14,711 ± 0,661
CM	14,667 ± 1,541	18,403 ± 1,053	20,487 ± 0,667	22,078 ± 1,003	22,249 ± 0,739	23,24 ± 0,659

Tabela 7. Médias e desvios padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para *N. squamipes*.

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
CD	7,765 ± 0,651	9,598 ± 0,656	10,824 ± 0,560	11,364 ± 0,598	11,984 ± 0,483	12,316 ± 0,482
LZ	16,997 ± 0,609	19,639 ± 1,304	21,507 ± 1,048	22,1 ± 1,036	22,888 ± 0,663	22,468 ± 0,759
LCO	8,121 ± 0,340	8,784 ± 0,278	9,086 ± 0,280	9,079 ± 0,330	9,043 ± 0,328	9,136 ± 0,387
LN	3,797 ± 0,221	4,297 ± 0,454	4,731 ± 0,330	5,146 ± 0,314	5,321 ± 0,270	5,269 ± 0,309
LPM	5,693 ± 0,418	6,416 ± 0,591	6,989 ± 0,342	7,592 ± 0,489	7,654 ± 0,359	7,74 ± 0,327
CN	11,686 ± 1,189	14,714 ± 1,251	16,405 ± 0,764	17,464 ± 1,027	18,022 ± 0,822	18,025 ± 0,979
MLI	6,048 ± 0,221	6,731 ± 0,366	7,01 ± 0,369	7,437 ± 0,351	7,521 ± 0,284	7,547 ± 0,501
LCC	14,914 ± 0,677	16,091 ± 0,596	16,588 ± 0,448	16,792 ± 0,798	16,648 ± 0,383	16,569 ± 0,670
AR	5,996 ± 0,394	7,086 ± 0,472	7,885 ± 0,553	8,472 ± 0,421	8,762 ± 0,404	8,815 ± 0,344
CCI	29,282 ± 1,550	34,583 ± 2,219	38,447 ± 1,606	40,519 ± 1,551	41,57 ± 1,342	41,947 ± 1,614
ACC	12,780 ± 0,517	14,233 ± 0,906	15,027 ± 0,753	15,857 ± 0,661	16,039 ± 0,543	16,294 ± 1,240
CM	17,234 ± 0,739	19,926 ± 1,427	22,215 ± 0,893	23,178 ± 1,089	23,868 ± 0,467	24,058 ± 0,970

Tabela 8. Médias e desvios padrão das medidas de crânio e mandíbula em cada classe de idade para *C. vivoi*.

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
CD	7,396 ± 0,273	8,342 ± 0,405	8,88 ± 0,466	9,562 ± 0,414	9,554 ± 0,287
LZ	14,526 ± 0,389	15,546 ± 0,688	16,072 ± 0,429	16,543 ± 0,517	16,643 ± 0,463
LCO	6,753 ± 0,237	6,934 ± 0,269	7,103 ± 0,187	7,154 ± 0,220	7,204 ± 0,192
LN	3,073 ± 0,172	3,308 ± 0,303	3,545 ± 0,143	3,702 ± 0,212	3,773 ± 0,251
LPM	4,488 ± 0,370	4,832 ± 0,529	5,153 ± 0,372	5,36 ± 0,224	5,292 ± 0,233
CN	10,555 ± 0,870	11,847 ± 0,610	12,467 ± 0,631	13,092 ± 0,448	13,391 ± 0,619
MLI	5,056 ± 0,174	5,383 ± 0,397	5,825 ± 1,036	5,634 ± 0,216	5,772 ± 0,203
LCC	13,251 ± 0,328	13,856 ± 0,501	13,99 ± 0,417	14,093 ± 0,539	14,221 ± 0,405
AR	5,097 ± 0,281	5,75 ± 0,408	6,141 ± 0,366	6,455 ± 0,240	6,604 ± 0,299
CCI	26,522 ± 1,218	29,526 ± 1,339	31,259 ± 1,046	32,566 ± 1,111	30,425 ± 7,55
ACC	11,293 ± 0,448	11,888 ± 0,610	12,389 ± 0,382	12,571 ± 0,471	12,493 ± 0,479
CM	15,299 ± 0,589	16,582 ± 0,672	17,732 ± 0,563	18,392 ± 0,457	18,412 ± 0,553

4.2.3 Alometria bivariada das medidas corporais externas

A partir de suas medidas externas log. transformadas foram geradas três trajetórias ontogenéticas para cada espécie sempre com o comprimento do corpo no eixo x e as outras três medidas variando no eixo y. A regressão linear (SMA) para cada trajetória foi feita com 1000 iterações de *bootstrap* e gerou as inclinações e pontos de intercepção para cada trajetória e então foram adicionados ao gráfico com os valores das medidas corporais externas log. transformados. Os índices de correlação das variáveis analisadas não foram significativas para *N. squamipes* e *C. vivoi*, enquanto para *H. sciureus* apresentaram valores significativos (tabela 9). Assim, os *plots* não foram apresentados.

Tabela 9. Índices de correlação das medidas corporais externas analisadas nas trajetórias ontogenéticas.

	<i>H. sciureus</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. vivoi</i>
CC x C	0,919	0,709	0,557
CC x Pé	0,721	0,201	0,108
CC x O	0,561	0,102	0,068

4.2.4 Alometria bivariada das medidas do crânio e mandíbula

Foram medidos ao todo 245 crânios, pois tanto *H. sciureus* quanto *N. squamipes* só apresentaram 10 crânios da classe 1 em condições apropriadas para as medições. Foram excluídas das análises três medidas (largura do forâmen incisivo, largura da bula e altura da mandíbula) devido à impossibilidade de realizar as mesmas em grande parte dos indivíduos por danos nos crânios e mandíbulas. Para gerar as trajetórias ontogenéticas são utilizados indivíduos de todas as classes de idade para as análises, os resultados são apresentados nas figuras a seguir.

A regressão linear (SMA) para cada trajetória foi feita com 1000 iterações de

bootstrap e gerou as inclinações e pontos de intercepção para cada trajetória e então foram adicionados ao gráfico com os valores das medidas de crânio e mandíbula log. transformados. Os índices de correlação foram significativos em todas as variáveis analisadas com exceção da menor largura interorbital (MLI) para *H. sciureus* (tabela 10).

Em todos os gráficos gerados é possível observar pelo menos dois tipos de mudança entre as trajetórias ontogenéticas. Além disso, as trajetórias ontogenéticas de *C. vivoi* foram mais curtas em todas as análises e as de *H. sciureus* foram as mais compridas.

Tabela 10. Índices de correlação das medidas de crânio e mandíbula analisadas nas trajetórias ontogenéticas

	<i>H. sciureus</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. vivoi</i>
CCI x CD	0,972	0,946	0,932
CCI x LZ	0,957	0,919	0,812
CCI x LCO	0,782	0,551	0,534
CCI x LN	0,876	0,843	0,646
CCI x LPM	0,895	0,798	0,533
CCI x CN	0,940	0,930	0,844
CCI x MLI	0,085	0,759	0,623
CCI x LCC	0,742	0,533	0,432
CCI x AR	0,956	0,957	0,858
CCI x ACC	0,885	0,830	0,669
CCI x CM	0,980	0,928	0,935

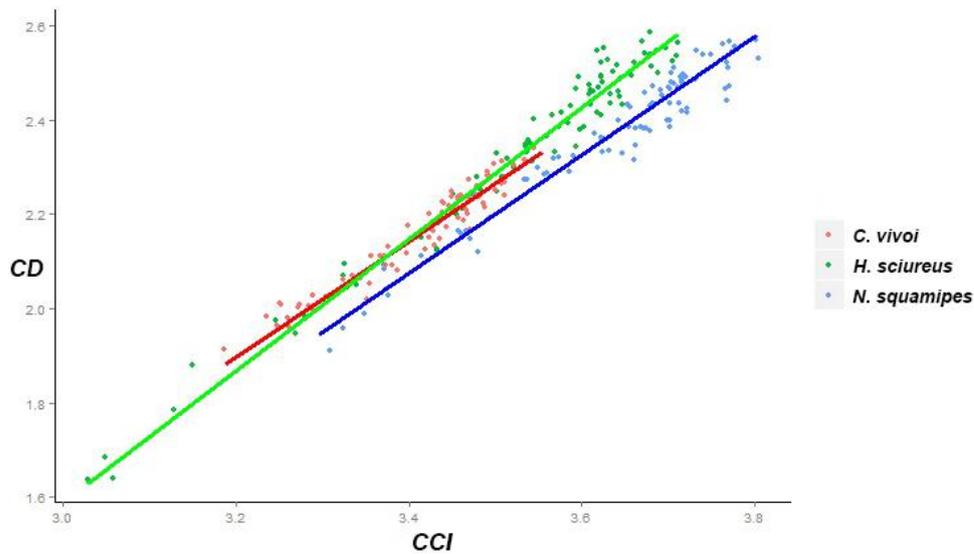


Figura 24. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com o comprimento do diastema (CD), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,228; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,397; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,254. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores: $p = 0,003$ para *C. vivoi*, e $p = 0,001$ para *N. squamipes*.

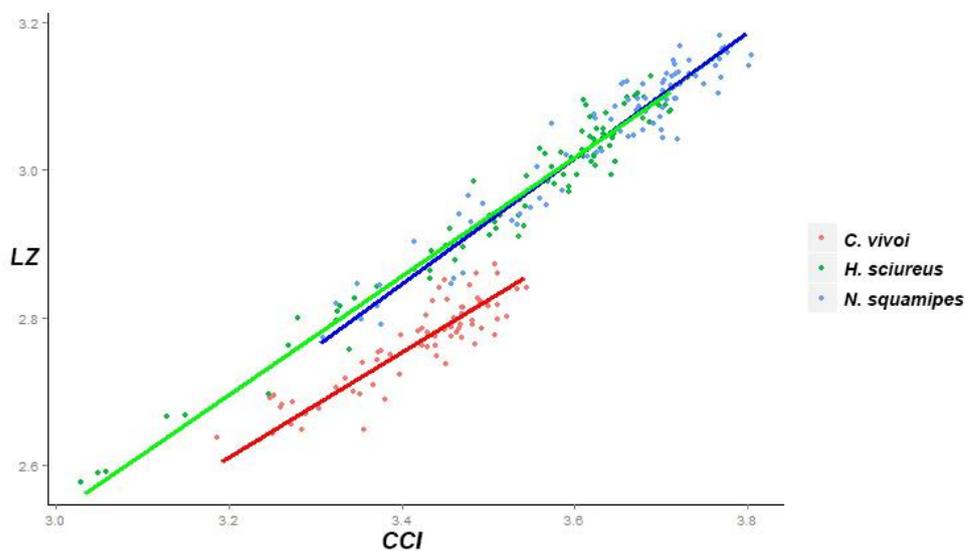


Figura 25. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento condilo-incisivo (CCI) com a largura do zigomático (LZ), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,713; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,802; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,850. *C. vivoi* apresentou o coeficiente alométrico significativamente diferente dos roedores semi-aquáticos: $p = 0,047$ para *H. sciureus*, e $p = 0,008$ para *N. squamipes*.

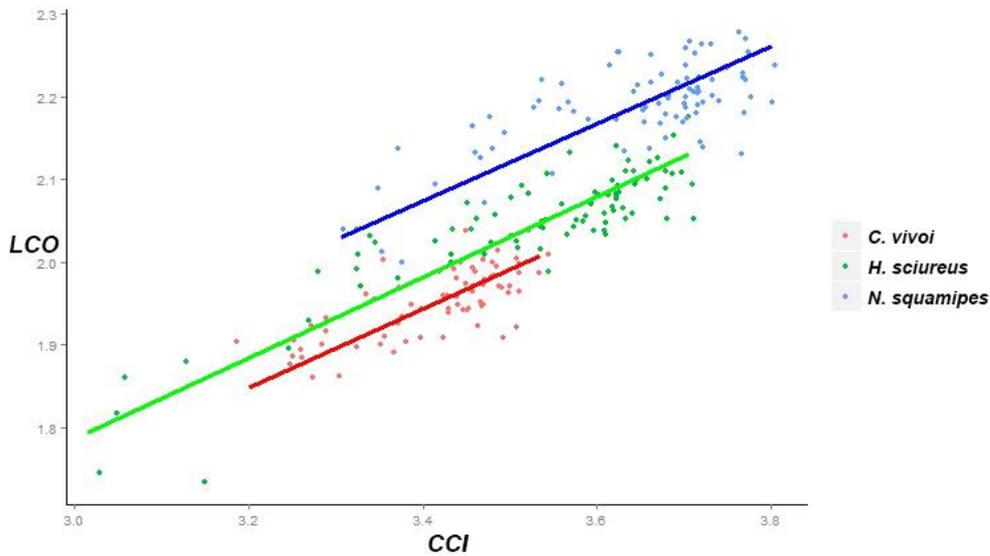


Figura 26. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a largura do cêndilo occipital (LCO), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,477; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,487; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,467. Os coeficientes alométricos de todas as trajetórias apresentaram diferenças significativas (com $p < 0,0001$).

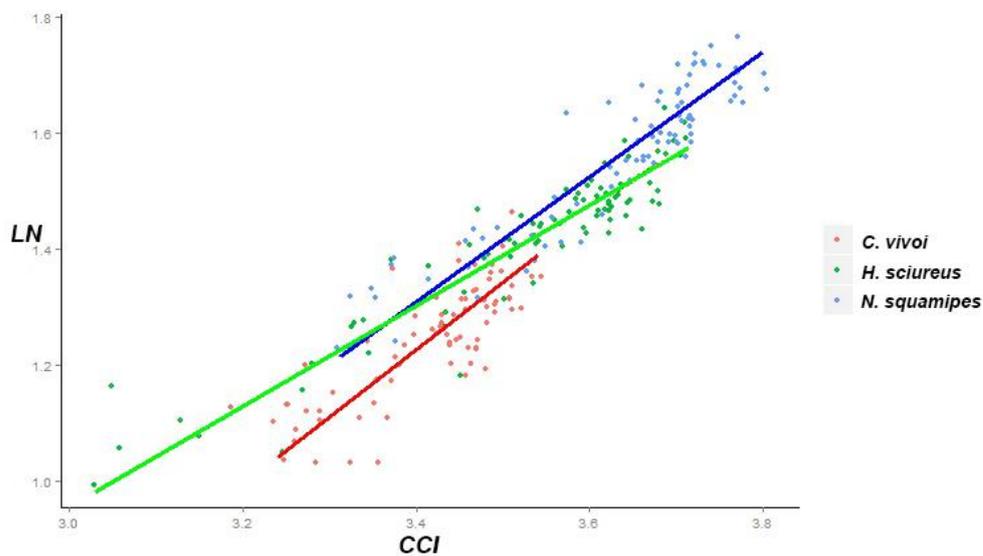


Figura 27. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a largura do nasal (LN), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,159; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,864; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,076. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores: $p = 0,001$ para *C. vivoi*, e $p = 0,002$ para *N. squamipes*.

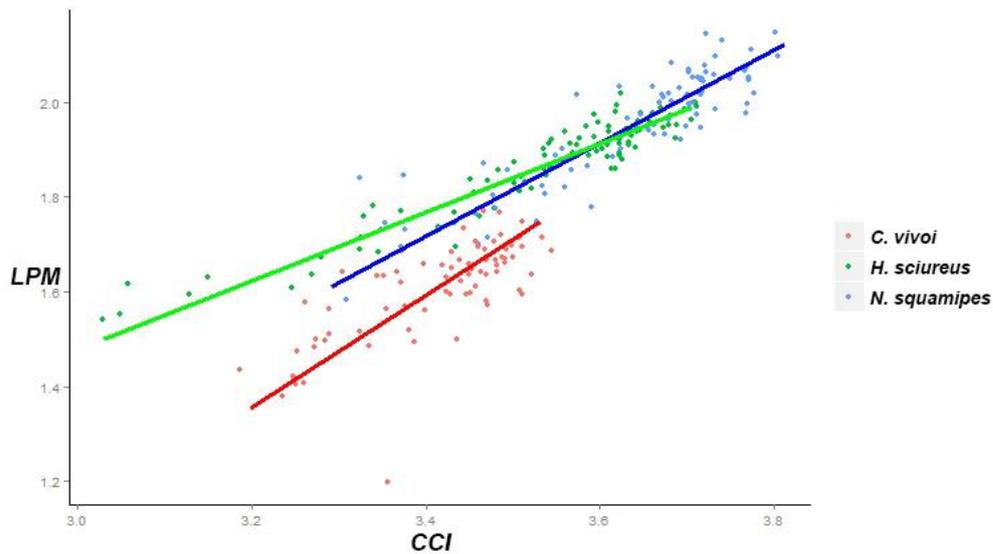


Figura 28. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a largura da pré-maxila (LPM), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,182; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,723; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,983. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores: $p = 0,001$ para *C. vivoi*, e $p = 0,001$ para *N. squamipes*.

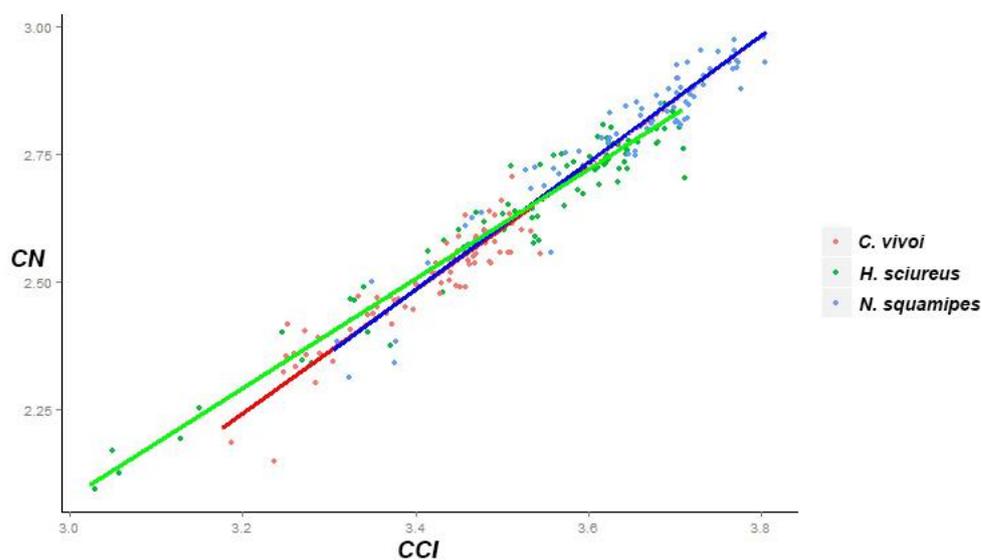


Figura 29. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com o comprimento do nasal (CN), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,211; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,073; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,247. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores: $p = 0,031$ para *C. vivoi*, e $p = 0,002$ para *N. squamipes*.

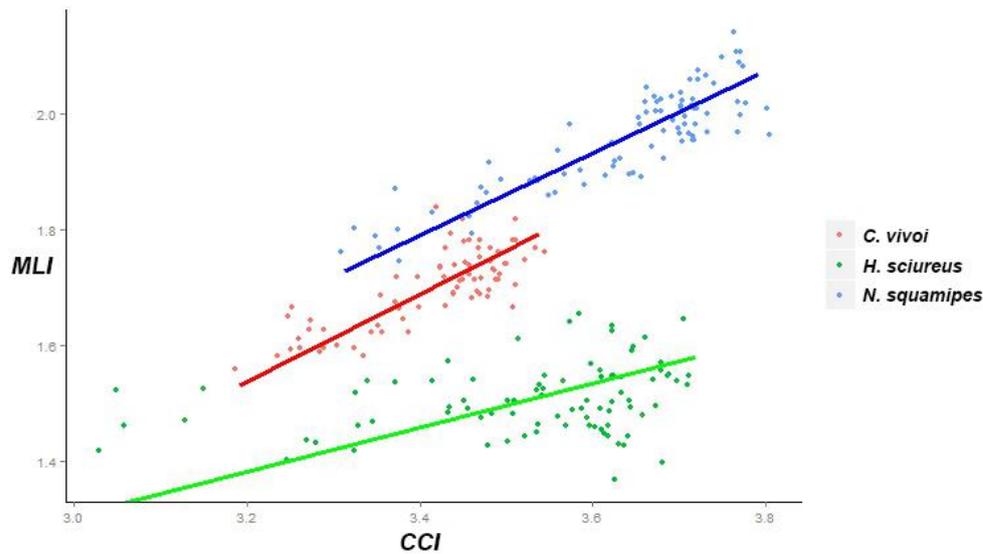


Figura 30. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a menor largura interorbital (MLI), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,754; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,382; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,708. *H. sciureus* apresentou coeficiente alométrico significativamente diferente dos outros dois roedores: $p=0,001$ para *C. vivoi*, e $p = 0,001$ para *N. squamipes*.

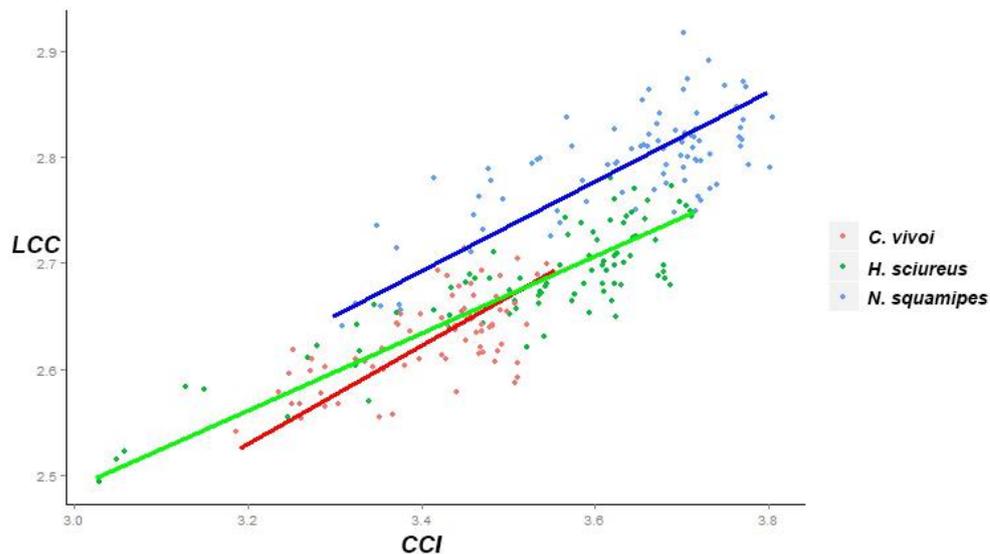


Figura 31. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a largura da caixa craniana (LCC), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,462; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,362; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,422. Os coeficientes alométricos de todas as trajetórias apresentaram diferença significativa (com $p<0,0001$).

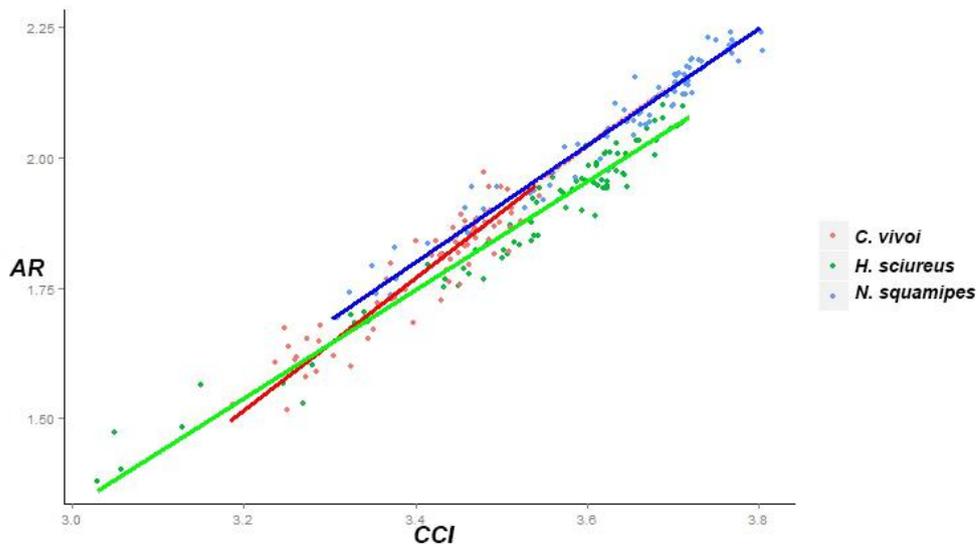


Figura 32. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a altura do rosto (AR), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 1,271; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 1,040; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 1,122. Todos os coeficientes alométricos foram significativamente diferentes (com $p < 0,02$).

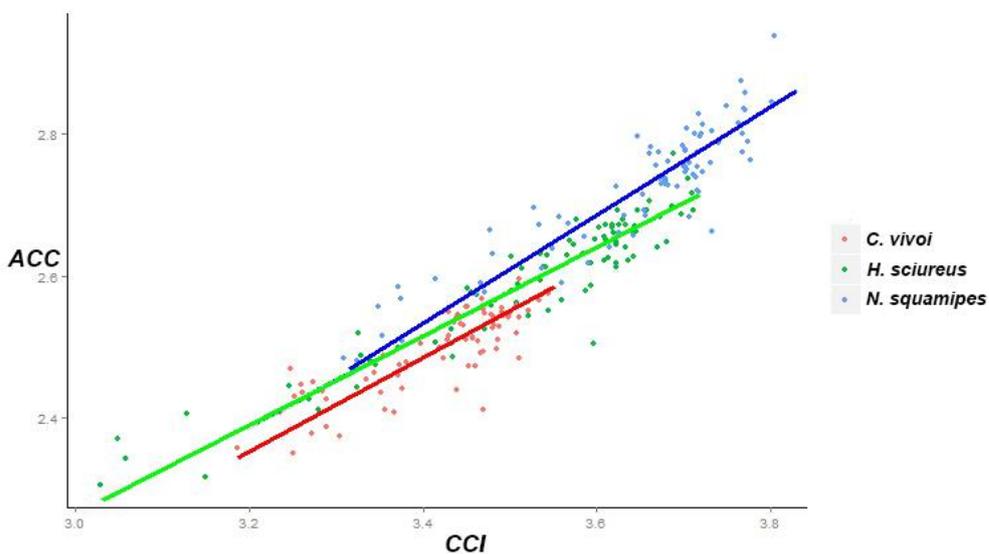


Figura 33. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com a altura da caixa craniana (ACC), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,663; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,628; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,764. Os coeficientes alométricos de todas as trajetórias não apresentaram diferença significativa.

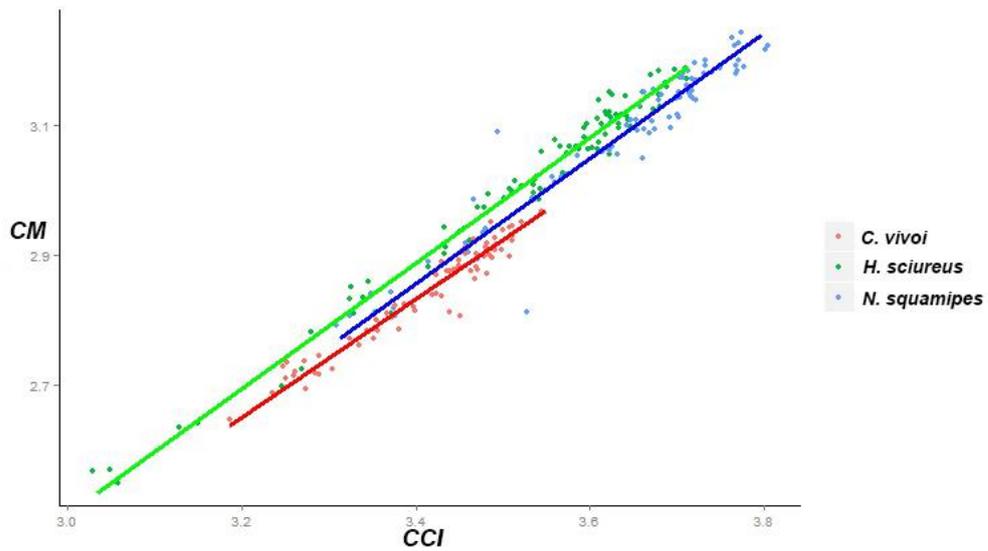


Figura 34. Trajetórias ontogenéticas relacionando o comprimento cêndilo-incisivo (CCI) com o comprimento da mandíbula (CM), eixos com unidades de log. na base 10. Em vermelho *C. vivoi* com coeficiente alométrico de 0,914; em verde *H. sciureus* com coeficiente alométrico 0,969; e em azul *N. squamipes* com coeficiente alométrico igual a 0,964. Todos os coeficientes alométricos foram significativamente diferentes.

4.2.5 Alometria multivariada das medidas corporais externas

Foram realizadas análises de principal componente para cada espécie separadamente para gerar os coeficientes alométricos multivariados (tabelas 10, 11 e 12) Porém, os percentuais de variação presentes no PC1 das análises de medida externa apresentaram valores baixos para *N. squamipes* e *C. vivoi*. Assim, não podemos considerar que o primeiro componente principal corresponda á variação de tamanho nessas espécies, como é esperado para as análises de alometria multivariada (Klingenberg, 1996), e não consideramos os resultados obtidos nessas análises.

Tabela 11. Autovetores das medidas corporais externas de *Holochilus sciureus*

	PC1	PC2	PC3	PC4
CC	-0,563	0,318	0,430	-0,631
C	-0,510	0,339	0,203	0,764
Pe	-0,446	0,141	-0,874	-0,127
O	-0,474	-0,874	0,094	0,047
%	87,1	8,4	3,5	1,0

Tabela 12. Autovetores das medidas corporais externas de *Nectomys squamipes*

	PC1	PC2	PC3	PC4
CC	-0,459	-0,315	0,551	-0,621
C	-0,417	-0,176	0,432	0,780
Pe	-0,434	-0,587	-0,683	0,013
O	-0,653	0,725	-0,209	-0,070
%	55,2	26,4	15,9	2,5

Tabela 13. Autovetores das medidas corporais externas de *Cerradomys vivoi*

	PC1	PC2	PC3	PC4
CC	-0,414	0,404	0,511	0,636
C	-0,441	0,387	0,281	-0,759
Pe	-0,212	0,572	-0,782	0,126
O	-0,767	-0,599	-0,221	0,059
%	50,9	30,7	13,9	4,5

4.2.6 Alometria multivariada das medidas do crânio e mandíbula

Também foram realizadas análises de principal componente para cada espécie separadamente para gerar os coeficientes alométricos multivariados (tabelas 13, 14 e 15). Como os valores do percentual de variação para todas as espécies foi alto para o PC1 foi possível considerar os resultados encontrados e gerar os coeficientes alométricos multivariados para cada medida (tabela 16) e um gráfico a partir destes coeficientes (figura 34).

Os coeficientes de correlação vetorial apresentaram resultados próximos a um em todas as análises (tabela 17), assim, os resultados obtidos nas PCAs são comparáveis. Então, realizamos a análise de Flurry de principais componentes comuns e geramos as trajetórias ontogenéticas para cada espécie (figura 35).

Tabela 14. Autovetores das medidas cranianas de *Holochilus sciureus*

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12
CD	-0,470	0,225	-0,250	0,016	-0,416	-0,283	0,503	0,134	-0,178	0,282	0,139	-0,104
LZ	-0,200	0,073	-0,065	0,048	-0,077	0,212	0,130	-0,013	0,436	-0,598	0,576	-0,034
LCO	-0,160	-0,004	-0,123	0,719	0,458	0,162	-0,004	0,383	-0,214	0,048	0,089	-0,062
LN	-0,463	-0,254	0,834	0,070	0,004	-0,140	0,004	-0,006	0,018	0,024	0,021	-0,015
LPM	-0,283	-0,025	-0,142	-0,594	0,665	-0,110	0,091	0,241	0,120	0,089	0,052	-0,034
CN	-0,305	0,136	-0,234	0,151	0,013	-0,520	-0,676	-0,232	0,148	0,020	0,085	-0,030
MLI	-0,058	-0,920	-0,332	0,025	-0,138	-0,115	0,036	0,034	0,005	-0,060	0,008	-0,002
LCC	-0,086	-0,025	-0,056	0,182	-0,026	0,244	0,080	-0,055	0,767	0,489	-0,238	-0,052
AR	-0,426	-0,017	-0,104	-0,229	-0,222	0,673	-0,411	0,032	-0,258	0,115	-0,012	-0,048
CCI	-0,214	0,047	-0,082	0,054	0,013	0,014	0,077	-0,016	0,021	-0,111	-0,190	0,942
ACC	-0,170	-0,038	-0,098	0,100	0,314	0,139	0,275	-0,843	-0,192	0,015	-0,008	-0,090
CM	-0,243	0,092	-0,088	0,036	-0,031	-0,035	0,083	0,083	0,061	-0,533	-0,734	-0,286
%	91,86	3,06	1,95	0,88	0,70	0,47	0,37	0,28	0,23	0,11	0,06	0,03

Tabela 15. Valores de autovetores das medidas cranianas de *Nectomys squamipes*

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12
CD	-0,378	-0,426	0,273	0,011	0,036	0,583	0,455	-0,022	0,127	0,108	0,035	-0,155
LZ	-0,197	-0,039	0,051	0,056	0,090	-0,135	-0,133	-0,051	0,421	-0,177	-0,822	-0,152
LCO	-0,116	-0,307	-0,112	-0,023	0,771	-0,122	-0,111	0,362	-0,330	0,097	-0,067	0,056
LN	-0,493	0,487	-0,294	0,571	0,090	-0,043	0,274	0,107	0,010	-0,036	0,087	0,041
LPM	-0,347	0,509	0,483	-0,434	0,271	-0,015	-0,080	-0,306	-0,150	0,046	0,036	0,003
CN	-0,318	-0,395	-0,152	0,071	-0,132	-0,337	0,016	-0,582	-0,403	-0,273	0,032	-0,079
MLI	-0,237	0,099	-0,676	-0,459	-0,098	0,438	-0,229	-0,011	-0,060	-0,004	-0,090	-0,037
LCC	-0,081	-0,137	-0,231	-0,108	0,247	-0,279	-0,008	-0,325	0,630	0,400	0,324	0,058
AR	-0,395	-0,122	0,175	0,128	-0,394	-0,131	-0,476	0,256	-0,108	0,542	0,008	-0,110
CCI	-0,196	-0,130	0,075	-0,071	-0,134	0,009	0,005	0,057	0,065	-0,092	-0,089	0,944
ACC	-0,185	-0,019	-0,052	-0,482	-0,227	-0,473	0,477	0,442	0,045	-0,097	0,027	-0,141
CM	-0,220	-0,099	0,137	0,017	0,045	0,045	-0,418	0,228	0,308	-0,630	0,432	-0,117
%	90,97	3,34	1,47	1,00	0,86	0,66	0,54	0,42	0,30	0,22	0,17	0,04

Tabela 16. Valores de autovetores das medidas cranianas de *Cerradomys vivoi*

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12
CD	-0,330	-0,251	-0,221	0,003	-0,344	-0,380	0,599	0,090	-0,027	-0,299	0,202	0,136
LZ	-0,148	-0,068	-0,088	-0,010	0,118	0,232	0,008	-0,040	-0,341	0,386	0,790	-0,085
LCO	-0,113	-0,051	-0,055	-0,054	-0,102	0,668	0,135	0,605	0,361	-0,083	0,015	0,022
LN	-0,549	0,251	0,474	-0,636	0,035	-0,056	-0,020	-0,031	0,017	0,003	-0,021	-0,002
LPM	-0,395	0,738	-0,138	0,526	-0,005	0,012	0,018	0,012	-0,022	-0,043	-0,008	0,015
CN	-0,276	-0,180	-0,217	-0,006	-0,570	0,050	-0,691	-0,107	0,000	-0,156	0,059	0,023
MLI	-0,245	-0,399	0,671	0,558	0,029	-0,042	-0,064	0,094	0,015	0,047	0,001	0,027
LCC	-0,075	-0,083	0,002	-0,011	0,013	0,340	0,095	0,035	-0,804	-0,300	-0,334	-0,116
AR	-0,417	-0,297	-0,393	0,006	0,698	-0,103	-0,205	0,062	0,102	-0,127	-0,107	0,033
CCI	-0,174	-0,104	-0,115	0,033	-0,131	-0,040	0,137	-0,057	0,127	0,279	-0,202	-0,877
ACC	-0,133	-0,115	-0,009	0,058	0,010	0,469	0,250	-0,769	0,253	-0,086	-0,051	0,131
CM	-0,187	-0,102	-0,175	-0,012	-0,160	0,005	0,095	0,055	-0,124	0,731	-0,405	0,415
%	77,26	7,74	5,51	4,83	1,39	1,03	0,88	0,58	0,42	0,20	0,11	0,05

Tabela 17. Coeficientes alométricos multivariados das medidas de crânio e mandíbula para cada espécie. Alometria negativa está indicada com o símbolo (-); isometria está indicada com o símbolo (=); e alometria positiva está indicada com o símbolo (+).

<u>Medidas de crânio e mandíbula</u>			
	<i>H. sciureus</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. vivoi</i>
CD	1,628(+)	1,315(+)	1,062(=)
LZ	0,694(-)	0,682(-)	0,558(-)
LCO	0,554(-)	0,399(-)	0,484(-)
LN	1,604(+)	1,709(+)	1,886(+)
LPM	0,979(-)	1,198(+)	1,412(+)
CN	1,057(=)	1,100(=)	0,965(=)
MLI	0,200(-)	0,819(-)	0,902(=)
LCC	0,300(-)	0,282(-)	0,292(-)
AR	1,477(+)	1,370(+)	1,390(+)
CCI	0,740(-)	0,681(-)	0,587(-)
ACC	0,590(-)	0,639(-)	0,500(-)
CM	0,841(-)	0,762(-)	0,646(-)

Tabela 18. Coeficientes de correlação vetorial das análises de crânio e mandíbula de cada par de espécie.

	<i>H. sciureus</i>	<i>N. squamipes</i>
<i>N. squamipes</i>	0,975	-
<i>C. vivoi</i>	0,950	0,990

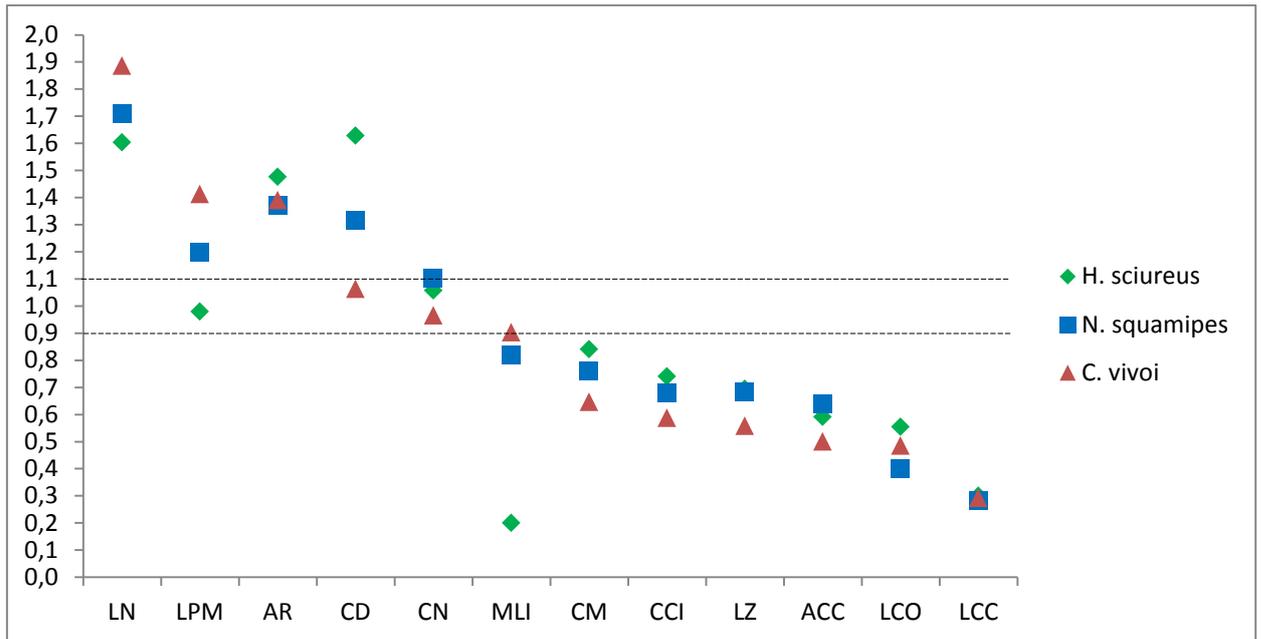


Figura 35. Gráfico gerado a partir dos coeficientes alométricos multivariados das medidas de crânio e mandíbula. A região entre as linhas tracejadas indica isometria; abaixo dessa região, a alometria é negativa; e acima, a alometria é positiva. Losangos verdes representam *H. sciureus*; quadrados azuis representam *N. squamipes*; e triângulos marrons representam *C. vivoi*.

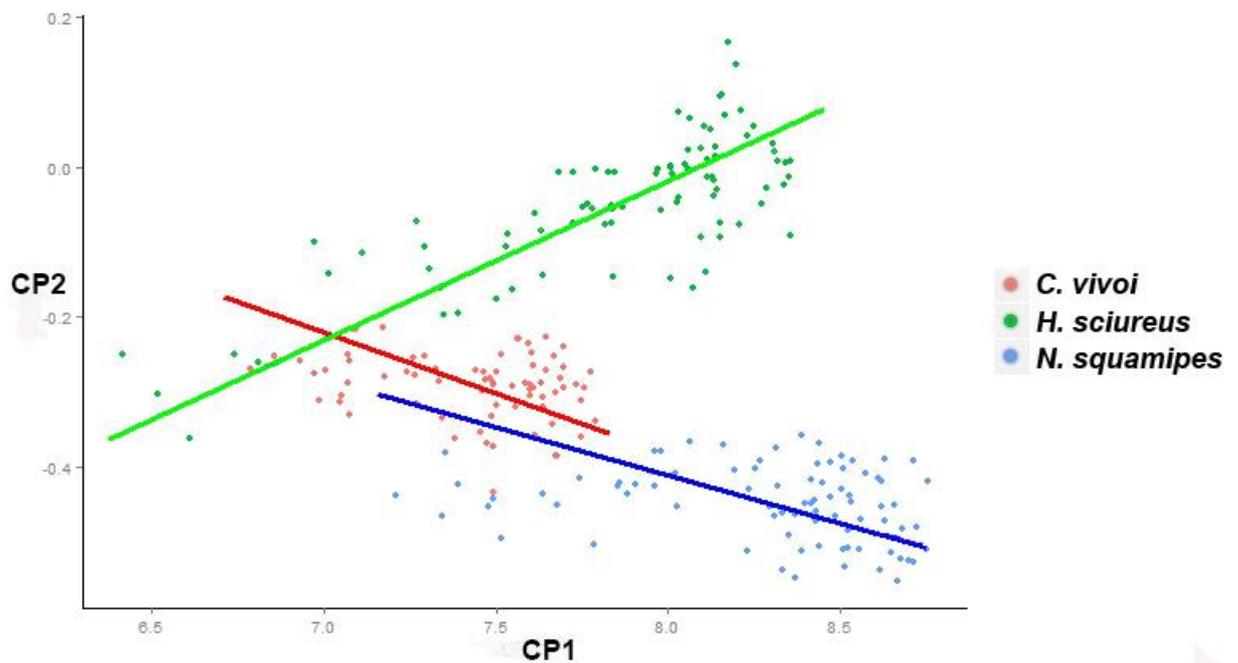


Figura 36. Trajetórias ontogenéticas das medidas de crânio e mandíbula das três espécies. Em vermelho, *C. vivoi* (terrestre); em verde, *H. sciureus*; e em azul, *N. squamipes* (aquáticos).

5 Discussão

5.1 Evolução do hábito semi-aquático em Mamíferos.

Nos mamíferos recentes são encontrados todos os graus de modificações morfológicas relacionadas à vida aquática. Entre as espécies anfíbias, que só vão à água para se alimentar, e os cetáceos que passam a vida inteira no meio aquático, existe uma gama de formas intermédias (Hildebrand, 1988).

Na maioria das ordens de mamíferos especialmente as de pequenos mamíferos encontram-se espécies semi-aquáticas. Entre os marsupiais americanos encontramos, por exemplo, as cuícas d'água do gênero *Chironectes*. Os “insetívoros” contam atualmente com algumas espécies semi- aquáticas como a topeira aquática do Tibet (*Nectogale*), o Terencidae *Limnogale mergulus* de Madagascar e a topeira aquática gigante (*Potamogale velox*) presente nos rios da África ocidental.

Já entre os roedores encontramos um bom número de espécies semi-aquáticas tais como o ratos silvestres dos gêneros *Icthyomys*, *Anotomys*, *Daptomys*, *Holochilus*, *Scapteromys* , *Nectomys* e o ratão do banhado (*Myocastor*) americanos; o castor europeu (*Castor fiber*) e o norte americano (*Castor canadensis*) que são os únicos membros existentes da família Castoridae. Além dos hydromyineos (*Hydromys*) endêmicos da Austrália.

Em todos os casos supracitados encontramos níveis de modificações relacionados à vida aquática tais como pelagem curta e compacta, dedos com membranas interdigitais, franjas com pelos enrijecidos nas margens das patas traseiras, modificações na pelagem e forma da cauda, e vibrissas táteis muito desenvolvidas (Hildebrand, 1988; Voss, 1988; Wolff e Sherman, 2008).

Mais do que a habilidade de nadar, o hábito semi-aquático ou aquático implica em diariamente nadar para forragear, de modo que as atividades na água sejam parte predominante

da vida do animal. Todas as espécies nadadoras apresentam o seguinte conjunto de características: (1) reduzir a resistência que a água oferece aos movimentos do corpo, (2) impulsionar-se em um meio relativamente denso, (3) controlar a posição vertical na água, (4) manter a orientação e orientar o corpo, (5) excluir a água de suas passagens respiratórias e dos ouvidos, (6) alterar olhos e orelhas para funcionar sob a água, (7) controlar a temperatura do corpo para um meio que tem alta condutividade termal (Hildebrand, 1988).

Dentro deste cenário os resultados encontrados aqui enfocam caracteres externos e cranianos de roedores semi-aquáticos comparados a uma espécie de hábito terrestre.

5.1 Caracteres da morfologia externa

5.1.1 Membrana interdigital

Com relação à membrana interdigital vimos que ela está presente nas três espécies de forma parcial, em diferentes níveis de desenvolvimento, mas sempre sendo maior entre o 3° e o 4° dígitos (Tabela 3). Além disso, *N. squamipes* apresentou a membrana mais desenvolvida seguida por *H. sciureus* e *C. vivoi*.

Um aspecto interessante é que desde a primeira classe de idade relativa as duas espécies de roedores semi-aquáticos apresentam membranas maiores do que a espécie terrestre. A membrana entre o 2° e 3° dígitos alcança a metade do comprimento da primeira falange e a existente entre o 3° e o 4° dígitos alcança cerca de $\frac{3}{4}$ do comprimento da primeira falange em *N. squamipes*. Por outro lado, em *H. sciureus* a membrana entre o 2° e 3° dígitos chega quase a metade do comprimento da primeira falange, e aquela entre o 3° e 4° dígitos ultrapassa a metade da primeira falange. Por outro lado em *C. vivoi*, a membrana entre o 2° e 3° dígitos chega a somente $\frac{1}{4}$ da primeira falange, e entre o 3° e 4° dígitos nem chega a metade da primeira falange..

Também observamos que nos roedores semi-aquáticos houve mais mudanças de comprimento da membrana ao longo da ontogenia, com mudanças ao longo de quatro classes de idade, enquanto em *C. vivoi* só ocorre mudanças em duas das cinco classes observadas.

5.1.2 Franja de pelos na margem plantar da pata traseira

A franja apresenta-se diferenciada em *N. squamipes* e *H. sciureus*, mas não está presente em *C. vivoi*. Na classe um já é possível observar uma franja de pelos enrijecidos na margem do primeiro dígito que se estende até o tornozelo em ambas espécies semi-aquáticas. Porém, observamos que a franja de *N. squamipes* é mais densa e alongada do que a franja presente em *H. sciureus*. Além disso, a partir da classe dois *H. sciureus* passa a apresentar uma segunda franja de pelos enrijecidos na margem do quinto dígito.

5.1.3 Pelagem da cauda

A cauda apresenta um padrão de pelagem similar entre os dois roedores semi-aquáticos onde na classe 1 a cauda apresenta os pelos enrijecidos na região ventral e um maior número de pelos na ponta. E a partir da classe dois em *N. squamipes* e três em *H. sciureus*, os pelos da região ventral da cauda são mais longos do que os da região dorsal desde a base da cauda, formando uma estrutura similar a uma quilha, enquanto os pelos da região dorsal ficam mais longos no último terço. Além disso, em *H. sciureus* os pelos ventrais são mais claros do que os dorsais, e em *N. squamipes* os pelos ventrais são mais longos do que em *H. sciureus*.

Em *C. vivoi* o padrão de pelagem difere do descrito anteriormente em todas as classes de idade onde a pelagem ventral e dorsal parecem apresentar o mesmo comprimento ao longo da cauda, e os pelos ventrais são mais claros do que os dorsais.

5.1.4 Pelos ungueais da pata traseira

Essa foi a característica que menos variou ao longo da ontogenia das três espécies analisadas. Em *N. squamipes* e *H. sciureus* os pelos ungueais não sofrem nenhuma alteração sig-

nificativa ao longo da ontogenia mantendo a mesma conformação desde a classe um onde estão presentes e se estendem até a ponta da unha.

Em *C. vivoi* - na classe um - os pelos ungueais também estão presentes e se estendem até a ponta das unhas mas são mais abundantes do que nas outras, e a partir da classe quatro é possível observar que alguns pelos agora se estendem além da ponta das unhas.

5.1.5 Hábito semi-aquático

As duas espécies de roedores semi-aquáticos estudados aqui apresentam modificações morfológicas diferenciadas e que se estabelecem em tempos distintos ao longo da ontogenia de cada uma delas, mas são mais semelhantes entre si do que quando comparadas ao de hábito terrestre. Essa evidência, leva-nos a inferir que essas modificações estejam de alguma forma relacionadas com o hábito semi-aquático.

Stein (1988) já havia observado que o nível de desenvolvimento das modificações morfológicas ligadas ao hábito semi-aquático em mamíferos varia de acordo com o tempo o nível da atividade exercida nesse meio. Assim, os resultados apresentados indicam que esses dois roedores provavelmente apresentam diferenças com relação as suas atividades e ao tempo em que passam no meio aquático.

De acordo com a literatura, *H. sciureus* é um roedor geralmente encontrado próximo a brejos ou alagados (Twigg, 1962), enquanto *N. squamipes* ocorre em brejos, lagos e ao longo de córregos (Hershkovitz, 1944). Isso mostra que apesar de apresentarem hábito semi-aquático ocupam habitats diferentes. Essa informação não indica tempo ou atividade exercida no meio, mas sugere que as pressões ambientais sejam diferentes, visto que na maior parte do tempo os roedores semi-aquáticos nadam tentando se manter na superfície da água (Hickman e Machiné, 1986; Fish e Baudinette, 1999; Fish, 2000; Santori *et al.*, 2005; Santori *et al.*, 2008; Santori *et al.*, 2014) onde há uma maior resistência durante a natação do que quando o animal está submerso (Williams, 1983; Williams, 1989; Fish e Baudinette, 1999; Fish, 2000).

Assim, como *N. squamipes* é encontrado em ambientes lóticos e lênticos ele é capaz de superar diferentes tipos de resistência na superfície da água, diferente de *H. sciureus* que só é encontrado em ambientes lênticos.

Comparando o nível de desenvolvimento das modificações morfológicas encontradas neste estudo com os roedores semi-aquáticos da tribo Ichthyomyini vemos que os últimos são os que apresentam maior especificidade das modificações morfológicas associadas a este meio. Os Ichthyomyini apresentam orelhas reduzidas, em sua maioria escondidas dentro da pelagem; membrana interdigital que podem passar da articulação da primeira falange; cauda com pelagem densa onde não ficam aparentes as escamas epidérmicas, ainda com pelagem mais densa e longa na região ventral e com maior densidade na região distal e apresentam ainda uma franja de pelos mais alongados e enrijecidos nas margens das patas.

As mudanças morfológicas relacionadas ao hábito semi-aquáticos encontradas entre roedores da tribo Ichthyomyini são mais similares entre os roedores da própria tribo do que com os roedores semi-aquáticos da tribo Oryzomyini estudados aqui. Do mesmo modo as modificações encontradas em *H. sciureus* e *N. squamipes* são mais similares entre si e com os outros roedores semi-aquáticos da tribo Oryzomyini (*Amphinectomys* e *Lundomys*). Esses últimos também apresentam membrana interdigital parcial e franja de pelos enrijecidos como observados por Voss e Carleton, (1993) e por Weksler, (2006) sem descrição da ontogenia. Logo, é possível que as modificações morfológicas externas relacionadas ao hábito semi-aquático apresentadas por indivíduos de uma mesma tribo sofram influencia direta dos ancestrais mais próximos daquela tribo. Essa hipótese poderia ser testada para os nossos resultados com uma análise da ontogenia abrangendo essas espécies semi-aquáticas da tribo Oryzomyini.

5.2 Análise quantitativa

5.2.1 Estatística descritiva

As maiores diferenças de tamanho de todos os caracteres nas três espécies ocorrem nas três primeiras classes de idade, principalmente entre as classes um e dois (tabelas 3, 4, 5, 6, 7 e 8).

Como já registrado na literatura, existe uma tendência à diminuição da orelha em mamíferos semi-aquáticos e aquáticos (Osborn, 1903; Voss, 1988, Fish, 1996), em nosso estudo o comprimento da orelha foi o caráter que teve a menor mudança de tamanho ao longo das classes etárias em todas as três espécies. Os roedores semi-aquáticos, como esperado, apresentaram a orelha relativamente menor quando comparada com a orelha de *C. vivoi*. É interessante notar que *C. vivoi* (espécie terrestre) já apresenta uma orelha relativamente maior desde a primeira classe de idade. Apesar da redução de tamanho da orelha encontrada aqui para as espécies semi-aquáticas não se apresentar de forma tão grande como a encontrada em Ichthyomyini, esta evidência pode sugerir que esta modificação pode estar associada ao meio aquático.

Dependendo do tipo de nado o comprimento da cauda pode variar entre as ordens de mamíferos, mas de uma maneira geral há tendência a diminuição da vértebras caudais em mamíferos aquáticos. Os resultados obtidos para os semi-aquáticos mostram que a cauda de *H. sciureus* é relativamente menor do que a de *N. squamipes*. Com relação aos caracteres externos, a cauda se mostra mais similar entre essas espécies. Assim o tamanho maior da cauda em *N. squamipes* pode estar relacionado aos caracteres comuns à sua tribo.

O comprimento do pé pode variar grandemente entre os mamíferos aquáticos dependendo da importância e associação com a cauda durante o nado. Nossos resultados mostram que as médias de comprimento dos pés apresentaram tamanho proporcionalmente similar em relação ao comprimento do corpo ao longo da ontogenia das três espécies analisadas. Apesar

disso, é notável a presença de caracteres qualitativos associados aos pés que aumentam a superfície de contato com o meio como a série de pelos laterais e membrana interdigital, sendo nesse caso, associada ao tamanho do pé, a principal fonte de propulsão no nado desses roedores (Fish, 1996).

Com relação aos caracteres cranianos e da mandíbula existe como esperado um aumento das dimensões ao longo das classes de idade sendo *N. squamipes* o maior adulto seguido de *H. sciureus* e de *C. vivoi*.

Existe uma tendência em mamíferos da taxa de crescimento ser menor na região do neurocrânio na ontogenia pós-natal (Herring, 1993; Emerson e Bramble, 1993; Wilson, 2011). O desenvolvimento do neurocrânio apresenta taxas mais altas ao longo do período embrionário devido ao rápido desenvolvimento do cérebro, e após o nascimento, como o cérebro apresenta uma taxa de crescimento menor, as estruturas do crânio que o envolvem também apresentam taxas menores (Herring, 1993). Como os indivíduos analisados estão todos no período pós-natal é provável que os resultados apresentados para as variáveis ACC, LCO e LCC (presentes na região do neurocrânio) estejam refletindo essa tendência, visto que apresentaram as menores diferenças de tamanho entre as classes de idade ao longo da ontogenia.

Alguns trabalhos mostram que o desenvolvimento de modificações morfológicas ligadas ao hábito ocorre no período pré-natal em mamíferos (Chiu e Hamrick, 2002; Vickaryous e Hall, 2006). O trabalho de Escarlata-Tavares (2004) com o quiróptero hematófago *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) mostra que estruturas do crânio relacionadas com o hábito alimentar se desenvolvem ainda na ontogenia pré-natal, como por exemplo a mandíbula prognata e pré-maxila que são as primeiras estruturas a apresentar maior grau de desenvolvimento.

5.2.2 Alometria bivariada – Medidas externas

Os resultados encontrados para os índices de correlação das variáveis utilizadas para gerar as trajetórias ontogenéticas (tabela 9) só foram significativos para *H. sciureus*. Assim, as trajetórias geradas não foram consideradas nesse estudo.

5.2.3 Alometria bivariada – Medidas de crânio e mandíbula

Na literatura o crânio é dividido em quatro unidades de desenvolvimento distintas em alguns trabalhos que utilizam morfometria geométrica em mamíferos (Ackermann & Cheverud, 2004; Hallgrímsson *et al.*, 2007; Perez *et al.*, 2009):

- Abóboda do crânio ou “Cranial vault” – formado pelos ossos frontal e parietal;
- Base do crânio ou “Cranial base” – formado pela bula auditória, basisfenóide, a porção condilar do occipital, e o basioccipital;
- Complexo orognatofacial ou “Orognathofacial complex” - composto pela pré-maxila, maxila, jugal, esquamosal, e ossos temporais;
- Mandíbula – composta pelo condilar, coronoide, masseter angular, e componentes alveolares anteriores e posteriores.

Em seu trabalho com roedores equimídeos, Perez *et al.* (2009), mostraram que essas regiões do crânio apresentam diferentes níveis de correlação quando comparadas com os hábitos dos roedores. A abóboda e base do crânio apresentaram pouca correlação, enquanto a mandíbula apresentou correlação parcial e o complexo orognatofacial apresentou uma correlação mais forte com os hábitos.

Wilson e Sanchez-Villagra (2010) analisaram a alometria ontogenética em crânios de roedores de linhagens de muroides e histicognatos e relacionaram os resultados com o hábito alimentar dos roedores. Seus resultados mostraram que quando informações ecológicas rela-

cionadas à alimentação eram adicionadas as análises, grupos de espécies diferentes com as mesmas características ecológicas podiam ser separados de acordo com a alometria do crânio, independente da linhagem. Visto isso, os resultados obtidos aqui podem ser comparados ao de Perez et al. (2009)

Os resultados mostraram que as trajetórias ontogenéticas da largura do nasal (figura 27), largura da pré-maxila (figura 28), e altura do rostro (figura 32), apesar de apresentarem diferença direcional entre as trajetórias de *H. sciureus* e *N. squamipes*, apresentaram maior semelhança nas proporções dos adultos dessas duas espécies. E a largura do zigomático (figura 25), que apresentou deslocamento lateral entre os roedores semi-aquáticos, apresentou sobreposição das trajetórias ontogenéticas dos mesmos.

As variáveis citadas acima fazem parte do complexo orognatofacial região do crânio que apresentou maior correlação com os hábitos em roedores equimídeos. Assim, podemos inferir que as modificações da morfologia do crânio que podem estar associadas ao hábito semi-aquático se encontram na região do complexo orognatofacial.

Além disso, pelos padrões encontrados nas diferenças entre as trajetórias ontogenéticas podemos inferir que as modificações morfológicas do rostro são consequência de um processo de convergência pós-natal. Essa inferência é feita, pois, as trajetórias mostraram convergência apesar de apresentarem diferença direcional, ou seja, apesar de não apresentarem as mesmas taxas ou tamanhos iniciais similares. Também podemos inferir que a similaridade para o arco zigomático se desenvolva durante o desenvolvimento embrionário, visto que para essa variável foi observado um deslocamento lateral.

Algumas modificações na morfologia do rostro são conhecidas para mamíferos de hábito aquático. Por exemplo, o nasal tende a ser mais curto para que a abertura das narinas se posicione de forma mais dorsal em relação ao crânio, esse posicionamento facilita a respiração enquanto o animal se encontra dentro da água (Osburn, 1903).

Também vimos que existem semelhanças em algumas trajetórias entre as espécies de hábito semi-aquático com a espécie terrestre, como a largura da caixa craniana (figura 31; todas as retas apresentaram deslocamento lateral), a altura da caixa craniana (figura 33; com deslocamento lateral entre *H. sciureus* e *C. vivoi*), e o comprimento do nasal (figura 29; escalonamento alométrico entre *C. vivoi* e *N. squamipes*) o que pode indicar que o crânio apresenta regiões mais conservadas.

Outra possível hipótese seria a de que essas modificações do crânio e mandíbula comuns aos roedores semi-aquáticos podem estar relacionadas à alimentação dos mesmos (Monteiro, Duarte e dos Reis, 2003; Wilson e Sanchez-Villagra, 2010). A região do complexo orognatofacial é composta por ossos onde estão inseridos músculos relacionados com a mastigação (Wake, 1979), ou seja, modificações nessa região podem ter relação com o tipo de alimento na dieta dos animais. De acordo com a literatura (Devincenzi, 1935; Barlow, 1969; Sierra & Achaval, 1971; Alho, 1981; Crespo, 1982), as dietas de *N. squamipes* e *H. sciureus* apresentam elementos similares, porém, a dieta de *H. sciureus* composta quase que exclusivamente por vegetais (Twigg, 1962) - eventualmente incluindo invertebrados - enquanto *N. squamipes* apresenta uma dieta onívora incluindo peixes. Com isso, é mais provável que os resultados encontrados aqui estejam relacionados ao hábito do que a dieta dos roedores. Essa hipótese poderia ser testada acrescentando outros roedores semi-aquáticos com dieta diferente as análises.

5.2.4 Alometria multivariada

Como foi dito, os resultados das análises multivariadas das medidas corporais externas não foram considerados devido aos baixos valores do percentual de variação correspondente ao primeiro componente principal de *N. squamipes* e *C. vivoi*. Assim, somente os resultados das análises multivariadas de crânio e mandíbula serão considerados nessa discussão

Os resultados do teste de coeficiente de correlação vetorial encontrados foram próxi-

mos a 0,95 indicando que os resultados obtidos nas PCAs são comparáveis e as variáveis dos três roedores podem ser analisadas em conjunto na AFCPC. Com isso, foram geradas trajetórias ontogenéticas multivariadas de crânio e mandíbula utilizando os escores do primeiro e segundo componentes principais comuns da AFCPC.

Observamos que as variáveis da região da abóboda e base do crânio (MLI, LCO, ACC e LCC) apresentaram valores negativos para as três espécies analisadas (tabela 17 e figura 35). Com isso podemos inferir com maior propriedade que a tendência em mamíferos citada anteriormente de menor crescimento pós-natal para a região do neurocrânio está sendo observada para essas espécies.

Além disso, vimos que algumas variáveis apresentaram coeficientes alométricos multivariados mais similares entre os roedores semi-aquáticos como a largura e comprimento do nasal (LN e CN), o comprimento do diastema (CD) e a largura do zigomático (LZ). Mas, os coeficientes alométricos da largura da pré-maxila (LPM) e altura do rostro (AR) foram mais similares entre *N. squamipes* e *C. vivoi*. Esses resultados indicam que a região do rostro e do arco zigomático podem estar relacionadas ao hábito semi-aquático como indicado no tópico anterior. Porém, essa relação não é completamente correspondente, já que houve maior semelhança entre *C. vivoi* (roedor terrestre) e *N. squamipes* (roedor semi-aquático) para algumas variáveis do rostro.

As trajetórias ontogenéticas multivariadas mostraram maior similaridade entre *N. squamipes* e *C. vivoi* (figura 36). A relação de parentesco dos três roedores analisados ainda não é bem estabelecida na filogenia, visto que nas últimas filogenias esses táxons apresentaram graus de relacionamento distintos, mas com certo grau de proximidade (Weksler, 2006; Salazar-Bravo, 2013; Leite *et al.*, 2014). Como vimos nos tópicos anteriores, o crânio pode ser dividido em quatro unidades de desenvolvimento: duas com características mais conservadas, uma com correlação parcial ao hábito e somente uma apresenta forte correlação com o

hábito, a região orognatofacial. Assim, quando analisamos todas essas quatro unidades em conjunto no espaço multivariado de caracteres nossos resultados mostram que existe outro sinal no crânio com peso maior do que o sinal ecológico, que gera essa semelhança entre *N. squamipes* e *C. vivoi*.

5.3 Implicações evolutivas dos resultados encontrados

Como vimos, os resultados mostraram maior similaridade entre os roedores semi-aquáticos para alguns caracteres, tanto na análise qualitativa quanto nas análises quantitativas. As análises qualitativas mostraram que existem semelhanças nas modificações morfológicas relacionadas ao meio aquático dos roedores analisados, assim como Voss (1988) observou em roedores semi-aquáticos da tribo Ichthyomyini, o que indica que provavelmente as modificações morfológicas para o hábito semi-aquático dependem do ancestral de cada tribo.

Além disso, nas análises bivariadas observamos diversas variáveis que apresentaram deslocamento lateral entre *N. squamipes* e *C. vivoi*, ou seja, essas espécies apresentaram os mesmos coeficientes alométricos para diferentes variáveis e isso pode ser uma característica conservada para essas dois táxons.

O deslocamento lateral citado acima foi observado inclusive para variáveis da região orognatofacial, que apresentam maior correlação com o hábito semi-aquáticos. Isso indica que em *N. squamipes* as modificações morfológicas relacionadas ao hábito presentes nessa região se desenvolvem no período pré-natal.

Estes resultados corroboram os de Weston (2006) onde se observou que as trajetórias apresentavam a mesma inclinação, mas o ponto de interceptação no eixo y era diferente causando um deslocamento lateral nas retas para o crânio de hipopótamos. Essas trajetórias também foram interpretadas por Weston como uma diferença da morfologia inicial dos crânios analisados, e conseqüentemente, uma diferença no desenvolvimento pré-natal dos mesmos.

Também podemos observar que as trajetórias ontogenéticas de *H. sciureus* apresentaram deslocamento lateral somente em duas variáveis: largura da caixa craniana (LCC) e altura da caixa craniana (ACC). A primeira apresentou deslocamento lateral para todas as espécies, enquanto a segunda apresentou somente entre *H. sciureus* e *C. vivoi*.

As variáveis do crânio citadas acima fazem parte das unidades de desenvolvimento do crânio que apresentaram a menor correlação com os hábitos dos roedores (Perez *et al.*, 2009). Assim, essas trajetórias provavelmente estão refletindo uma característica conservada para esses três roedores.

Com as análises multivariadas cranianas foi possível observar uma maior semelhança entre *N. squamipes* e *C. vivoi*, mostrando que existe um sinal nas variáveis analisadas que se apresentou mais forte do que o sinal ecológico para esses dois roedores, reforçando as hipóteses citadas até agora.

Considerando tudo o que foi discutido acima, os resultados encontrados aqui sugerem que o hábito semi-aquático presente em *H. sciureus* e *N. squamipes* é resultado de convergência morfológica. Essa convergência é vista para caracteres externos (como membrana interdigital e franja de pelos enrijecidos na margem plantar das patas traseiras) e para a região orognatofacial do crânio. Além disso, as modificações morfológicas relacionadas ao hábito semi-aquático da região orognatofacial em *N. squamipes* provavelmente ocorrem no período embrionário. Por fim, é possível que as modificações morfológicas relacionadas ao hábito em roedores semi-aquáticos dependam do ancestral da tribo em Sigmodontinae.

6 Conclusões

- Os roedores de hábito semi-aquático apresentaram maior semelhança entre os caracteres externos observados quando comparado ao de hábito terrestre, no entanto as suas modificações morfológicas são distintas e se estabelecem em tempos diferentes ao longo da ontogenia;
- As três espécies de roedores enfocadas neste estudo apresentaram as maiores diferenças de aumento de tamanho em todas as variáveis ao longo da ontogenia nas três primeiras classes de idade, principalmente entre as classes um e dois;
- Os roedores de hábitos semi-aquáticos apresentaram maior similaridade na região orognatofacial, com existência de convergência pós-natal;
- As análises multivariadas, para as medidas cranianas capturaram um sinal filogenético que mostra maior semelhança entre *Nectomys squamipes* e *Cerradomys vivoi*, que também foram as espécies mais relacionadas em filogenias recentes.
- O hábito semi-aquático desenvolvido em *H. sciureus* e *N. squamipes* é resultado de convergência morfológica dos caracteres externos e região orognatofacial do crânio, que provavelmente se diferencia no período pré-natal em *N. squamipes*. Além disso, as modificações morfológicas relacionadas ao hábito semi-aquáticos provavelmente dependem do ancestral da tribo em Sigmodontinae

7 Referências bibliográficas

- Ackermann R. R. & Cheverud, J. M. (2004). Morphological integration in primate evolution. *In: Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes* (Pigliucci M. & Preston, K., eds.). Oxford: Oxford University Press, 302–319.
- Airoidi, J. P. & Flurry, B. K. (1988). An application of common principal component analysis to cranial morphometry of *Microtus californicus* and *M. ochrogaster* (Mammalia, Rodentia). *J. Zool. (London)* 216:21-36.
- Alho, C. J. R. (1981). Small mammal populations of Brazilian cerrado: the dependence of abundance and diversity on habitat complexity. *Revista Brasileira de Biologia*, 41(1): 223-230.
- Alho, C. J. R. (1982). Brazilian rodents: their habitats and habits. Pymatuning Laboratory of Ecology Special Publication 6: 143-166.
- Barlow, J. C. (1969). Observations on the biology of rodents in Uruguay. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum*, (17): 1-59.
- Barreto, G. R. & García-Rangel, S. (2005). *Holochilus sciureus*. *Mammalian Species*, 780: 1-5.
- Baskin, J. (1978). *Bensonmys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of Neotropical cricetines (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 59: 125–135.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19: 403–41.
- Bonvicino, C. R. (2003). A new species of *Oryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) of the *subflavus* group from the Cerrado of central Brazil. *Mammalian Biology*, 68: 78-90.

- Bonvicino, C. R., Otazu, I. B. & Borodin, P. M. (1999). Chromosome variation in *Oryzomys subflavus* species group (Sigmodontinae, Rodentia) and its taxonomic implication. *Cytologia*, 64: 327-332.
- Bonvicino, C. R. & Moreira, M. A. (2001). Molecular phylogeny of the genus *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome b DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18: 282-292.
- Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A. & D'Andrea, P. S. (2008). Guia de roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. *Centro PanAmericano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, Rio de Janeiro*.
- Bonvicino, C. R., Casado, F. & Weksler, M. (2014). A new species of *Cerradomys* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from Central Brazil, with remarks on the taxonomy of the genus. *Zoologia*, 31(6): 525-540.
- Brandt, R. S. & Pessôa L. M. (1994). Intrapopulational variability in cranial characters of *Oryzomys subflavus* (Wagner, 1842) (Rodentia: Cricetidae), in northeastern Brazil. *Zoologischer Anzeiger*, 233: 45-55.
- FUNASA. (2002). Manual de Controle de Roedores. *Ministério da saúde, Fundação Nacional de Saúde, Brasília, Distrito Federal*.
- Brooks, D. M., Baker R. J., Vargas, R. J., Tarifa, M, T., Aranibar, H. & Rojas, J. M. (2004). A new species of *Oryzomys* (Rodentia: Muridae) from an isolated pocket of Cerrado in eastern Bolivia. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*, 241: 1-11.
- Cardini, A. & O'higgins, P. (2005). Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* (Rodentia, Sciuridae): allometry, epigenetics and phylogeny. *Zoomorphology*, 124: 189-203.

- Cardini, A. & Thorington, R. W. Jr. (2006). Post-natal ontogeny of the marmot (Rodentia, Sciuridae) cranium: allometric trajectories and species divergence. *Journal of Mammalogy*, 87: 201–216.
- Carleton, M. D. & Musser, G. G. (1989). Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 191: 1–83.
- Carrasco, F. S. (2013). Bionomia de *Holochilus sciureus* (Wagner, 1842) (Rodentia, Sigmodontinae) do Nordeste do Brasil. *Monografia para obtenção do grau de Bacharel em Biologia, modalidade Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro*.
- Carrizo, L. V., Tulli, M. J., Dos Santos, D. A. & Abdala, V. (2013). Interplay between postcranial morphology and locomotor types in Neotropical sigmodontine rodents. *Journal of Anatomy*, 224: 469–481.
- Chiu, C-H., Hamrick, M. W. (2002). Evolution and development of the primate limb skeleton. *Evolutionary Anthropology*, 11: 94–107.
- Coates, A. G., Jackson, J. B. C., Collins, L. S., Cronin, T. M., Dowsett, H. J., Bybell, L. M., Jung, P. & Obando, J. A. (1992). Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin*, 104: 814–828
- Collins, L. S., Coates, A. G., Berggren, W. A., Aubry, M-P. & Zhang, J. (1996). The late Miocene Panama isthmian strait. *Geology*, 24: 687–690.
- Costa, L. P. (2003). The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forests of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30: 71–86.

- Coutinho, L. C., Oliveira, J. A., Pessôa, L. M. (2013). Morphological Variation in the Appendicular Skeleton of Atlantic Forest Sigmodontine Rodents. *Journal of Morphology*, 274: 779–792.
- Crespo, J. A. (1982). Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazu, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernadino Rivadavia"*, 3(2): 45-162.
- 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.
- Devincenzi, G. J. (1935). Mamíferos del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 4(10): 1-96.
- Ellerman, J. R. (1941). The families and genera of living rodents, vol. 2. Family Muridae. *British Museum of Natural History, Londres, Inglaterra*.
- Emerson, S. B., & Bramble, D. M. (1993). Scaling, allometry and skull design. Pp. 384–416 in *The skull*. Vol. 3. Functional and evolutionary mechanisms (J. Hanken and B. K. Hall, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ernest, K. (1986). *Nectomys squamipes*. *Mammalian Species*, 265: 1-5.
- Escarlate-Tavares, F. (2004). Ontogenia pré e pós-natal de *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) e *Diphylla ecaudata* Spix, 1823 (Chiroptera, Phyllostomidae, Desmodontinae) com ênfase nos caracteres associados a hematofagia. *Dissertação para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro*.

- Feldhamer, G., Drickamer, L., Vessey, S. & Merritt, J. (2003). *Mammalogy: Adaptation, Diversity, and Ecology*. McGraw–Hill, Nova York, Estados Unidos da América.
- Fish, F. E. (1996). Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *American Zoologist*, 36: 628-641.
- Fish, F. E. (2000). Biomechanics and energetics in aquatic and semiaquatic mammals: platypus to whale. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73: 683–98.
- Fish, F. E. & Baudinette, R. V. (1999). Energetics of locomotion by the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*): a comparison of swimming and running in a semi-aquatic mammal. *Journal of Experimental Biology*, 202: 353–363.
- Gardner, A. L. & Patton, J. L. (1976). Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. *Occasional Papers of the Museum of Zoology Louisiana State University*, 49: 1–48.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40: 748-758.
- Gyldenstolpe, N. (1932). A manual of Neotropical sigmodont rodents. *Kunghinga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 11: 1–164.
- Hall, E. R. & Kelson, K. R. (1959). The mammals of North America, 2 vols. *Ronald Press, Nova York, Estados Unidos da América*.
- Hallgrímsson, B., Lieberman, D. E., Liu, W., Ford-Hutchinson, A., Jirik, F. R. (2007). Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution and Development*, 9: 76–91.
- Handley, C. O. JR. (1976). Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20: 1-89.

- Herring, S. W. (1993). Epigenetic and functional influences in skull growth. Pp. 153–206 in *The skull*. Vol. 1. Development (J. Hanken and B. K. Hall, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Hershkovitz, P. (1944). A systematic review of the neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Hershkovitz, P. (1955). South American marsh rats, genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. *Fieldiana Zoology* 37:639–673
- Hershkovitz, P. (1966). Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. In: *Ectoparasites of Panama* (Wenzel, R. L. & Tipton, V. J., eds.). *Field Museum of Natural History, Chicago*, 725–751.
- Hickman, G. C. & Machiné, C. (1986). Swimming behavior in six species of African rodents (Cricetidae, Muridae). *Acta Theriologica*, 31: 449–466.
- Hildebrand M. (1988). Analysis of vertebrate structure. New York: John Wiley & Sons.
- Huxley, J. S. & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137: 78-781.
- Jolicoeur, P. & Mosimann, J. E. (1960) Size and shape variation in the painted turtle, a principal component analysis. *Growth*, 24: 339–35.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In: *Advances in Morphometrics* (Marcus, L. F., ed). *Plenum, New York*, 23–49.
- Lamarca, A. P. (2014). Análise ontogenética e alometria multivariada no esqueleto de linhagens de Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae). *Dissertação para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva da Universidade Federal do Rio de Janeiro*.

- Langguth, A. & Bonvicino, C. R. (2002). The *Oryzomys subflavus* species group, with description of two new species (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae). *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro*, 60: 285-294.
- Leite R. N., Kolokotronis, S-O., Almeida, F. C., Werneck, F. P. & Rogers, D. S.. (2014) In the Wake of Invasion: Tracing the Historical Biogeography of the South American Cricetid Radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE* 9 (10):1-12
- Martin, R. D. & Barbour, A. D. (1989). Aspects of line-fitting in bivariate allometric analyses. *Folia Primatologica*, 53: 65–81.
- Monteiro, L. R., Duarte, L. C. & Dos Reis, S. F. (2003) Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punare rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, 261: 47–57.
- Moojen, J. (1952). Os roedores do Brasil. *Instituto Nacional do Livro, Ministério da Educação e Saúde, Rio de Janeiro*.
- Mora, M., Olivares, A. I. & Vassallo, A. I. (2003). Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): Functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 85–96.
- Morrison, D. F. (1990). Matrix algebra. *In: Multivariate statistical methods*. 3^a ed. McGraw-Hill Inc., New York, EUA, 36–78.
- Osburn, R. C. (1903). Adaptation to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. I. Aquatic adaptations. *American Naturalist*, 37: 651–665.
- Pardinas, U. F. J. & Tonni, E. P. (1998). Procedencia estratigráfica y edad de los mas antiguos muroideos (Mammalia, Rodentia) de America del Sur. *Ameghiniana*, 35: 473-475.

- Pardiñas, U. F. J., Teta, P., Voglino, D. & Fernández, F. J. (2013). Enlarging rodent diversity in west-central Argentina: a new species of the genus *Holochilus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy*, 94: 231–240.
- Patterson, B. & Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. In: Evolution, Mammals, and Southern Continents (Keast, A., Erk, F. C. & Glass, B. eds.). *SUNY Press, Albany, New York*, 247–309.
- Patton, J. L., Pardiñas, U. F. G. & D'Elía, G. (2015). Mammals of South America. Volume 2: Rodents. *University of Chicago Press, Chicago*.
- Percequillo, A. R., Hingst-Zaher, E. & Bonvicino, C. R. (2008). Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates*, (3622): 1-46
- Perez, S. I., Diniz-Filho, J. A. F., Rohlf, F. J., dos Reis, S. F. (2009). Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 646–660.
- Peterhans, J. C. & Patterson, B. D. (1995). The Ethiopian water mouse *Nilopegamys* Osgood, with comments on semi-aquatic adaptations in African Muridae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113: 329–349.
- Reig, O. A. (1984). Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7: 333–365.
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (2007). Morcegos do Brasil. *Universidade Estadual de Londrina, Brasil*.
- Reis, N. L., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (2011). Mamíferos do Brasil, 2ª Edição. *Universidade Estadual de Londrina, Brasil*.

- Salazar-Bravo, J., Pardiñas, U. F. J. & D'Elfa, G. (2013). A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta*, 42: 250–261.
- Samuels, J. X. & Valkenburgh, B. V. (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology*, 269: 1387–1411.
- Santori, R. T., Rocha-Barbosa, O., Vieira, M. V., Magnan-Neto, J. A. & Loguercio, M. F. C. (2005). Locomotion in Aquatic, Terrestrial, and Arboreal Habitat of Thick-Tailed Opossum, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest, 1804). *Journal of Mammalogy*, 86(5): 902-908.
- Santori, R., Vieira, M., Rocha-Barbosa, O., Magnan-Neto, J. & Gobbi, N. (2008). Water absorption of the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial oryzomyine rodents. *Journal of Mammalogy*, 89: 1152–1161.
- Santori, R. T., Delciellos, A. C., Vieira, M. V., Gobbi, N., Loguercio, M. F. C. & Rocha-Barbosa, O. (2014). Swimming performance in semi-aquatic and terrestrial Oryzomyine rodents. *Mammalian Biology*, 79: 189–194.
- Sierra, B. & Achaval, F. (1971). Ritmos de actividad en *Holochilus magnus* Hershkovitz. *Acta Zoologica*, 28: 187-191.
- Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38: 361–389.
- 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: 89–128.

- Smith, J. M. & Savage, R. J. G. (1956). Some locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 42: 603–622.
- Somers, K. M. (1986). Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Systematic Zoology*, 35: 359-68.
- Stein, B. (1988). Morphology and allometry in several genera of semiaquatic rodents (*Ondatra*, *Nectomys*, and *Oryzomys*). *Journal of Mammalogy*, 69: 500–511.
- Strauss, R. E. (2010). Discriminating groups of organisms. In: *Morphometrics for Nonmorphometricians* (Ashraf, E. ed.), Springer-Verlag Publishers, Berlin, 73-91.
- Strauss, R.E., Atanassov, M. N. & Oliveira, J. A. (2003). Evaluation of the principal-component and the expectation-maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2): 284-296.
- Tate, G. H. H. (1932). The taxonomic history of the South and Central American cricetid rodents of the genus *Oryzomys*. Part 1: subgenus *Oryzomys*. *American Museum Novitates*, 579: 1–18.
- Tavares, W. C., Pessoa, L. M. & Gonçalves, P. R. (2011). New species of *Cerradomys* from coastal sandy plains of southeastern Brazil (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy*, 92: 645-658.
- Twigg, G. I. (1962). Notes on *Holochilus sciureus* in British Guiana. *Journal of Mammalogy*, 43: 369–374.
- Vickaryous, M. K. & Hall, B. K. (2006b). Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Morphology*, 267: 1273–1283.

- Villela, J. F., Mello, B., Voloch, C. M. & Schrago, C. G. (2013). Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52(3):249-256
- Voss, R. S. (1988). Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 188(Article 2):262-482.
- 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*, 3085: 1–39.
- Wake, M. H. (1979). Hyman's Comparative Vertebrate Anatomy. Third Edition. *The University of Chicago Press, Chicago*.
- Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of oryzomyine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 296:1–149.
- Weksler, M., Percequillo, A. R. & Voss, R. S. (2006). Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, 3537: 1–29.
- Weksler, M. & Percequillo, A. R. (2011). Key to the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoologia neotropical*, 18(2): 281-292.
- Weston, E. M. (2003). Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 625–638.
- Williams, T. M. (1983). Locomotion in the North American mink, a semi-aquatic mammal. I. Swimming energetics and body drag. *Journal of Experimental Biology*, 103: 155-168.

- Williams, T. M. 1989. Swimming by sea otters: adaptations for low energetic cost locomotion. *Journal of Comparative Physiology A*, 164: 815–824.
- Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (2005). Mammals species of the world: A taxonomic and geographic reference, 2 vols, 3^a ed.. *John Hopkins University Press, Baltimore*.
- Wilson L. A. B. & Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 277: 1227–1234.
- Wilson, L.A.B. (2011). Comparison of prenatal and postnatal ontogeny: cranial allometry in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *J. Mammal.* 92: 407-420
- Wolff, J.O. & Sherman P.W. (2008) *Rodents Societies, an Ecological and Evolutionary Perspective*, University of Chicago Press
- Woodman, N. & Morgan, J. J. P. (2005). Skeletal morphology of the forefoot in shrews (Mammalia: Soricidae) of the genus *Cryptotis*, as revealed by digital X-rays. *Journal of Morphology*, 266: 60–73.

Apêndices

Apêndice I. Espécimes utilizados nas análises quantitativas

Medidas externas

Holochilus sciureus

Brasil; Alagoas; Limoeiro de Anadia – MN: 41865, 41866, 41867, 41868; Quebrangulo – MN: 66697, 66698, 66923, 66924; Viçosa – MN: 41875, 41876, 41877, 41888, 41892, 41893, 41905, 17453, 17456, 17459, 66681, 66682, 66690, 66692, 66694, 66705, 66706, 66709, 66711, 66712, 66737, 66740, 66755, 66756, 66757, 66760, 66767, 66769, 66771, 66772, 66773, 66774, 66780, 66783, 66798, 66800, 66805, 66806, 66807, 66809, 66810, 66812, 66815, 66816, 66817, 66818, 66821, 66823, 66831, 66832, 66839, 66844, 66861, 66880, 66881, 66882, 66891, 66892, 66895, 66896, 66901, 66902, 66909, 66917, 66935, 66962, 66967, 66969, 66970, 66971, 66972, 66996, 66998, 66999, 67000, 67006, 67007.

Nectomys squamipes

Brasil; Alagoas; Anadia – MN: 12412, 12423, 68527 e 68528 Capela – MN: 12401 e 12403; Viçosa – MN: 12416, 12420, 12422, 12425, 12428, 12431, 12432, 12434, 12438, 12439, 12440, 12442, 12443, 12447, 12449, 12453, 12456, 12457, 12458, 12459, 12460, 12462, 12463, 12464, 12469, 12471, 12475, 12476, 12477, 12478, 12479, 12480, 12482, 12483, 12487, 12490, 12491, 12492, 12495, 17479, 17480, 17481, 17484, 17485, 17487, 17490, 17491, 17628, 17633, 17634, 67255, 67257, 67258, 68486, 68500, 68502, 68503, 68504, 68505, 68506, 68512, 68513, 68516, 68517, 68519, 68520, 68522, 68523; 68401; Bahia; Ilhéus – MN: 10696, 10919, 10947.

Cerradomys vivoi

Brasil; Bahia; Feira – MN: 14841, 14842, 14843, 14844, 14845, 14859, 14896, 14897, 14898, 14901, 14906, 14912, 14913, 14915, 14929, 14934, 14941, 14944, 14945, 14946, 14947, 14950, 14951, 14954, 14957, 14960, 14966, 14973, 14978; 15017, 15020, 15700, 15702, 15710, 15711, 15712; **Jequié – MN:** 11989, 11990, 11991, 11992, 11994, 11996, 14721, 14725, 14726, 14728, 14729, 14730, 14731, 14733, 14734, 14735, 14736, 14738, 14740, 14742, 14744, 14811, 14864, 14877, 14881, 14937; **Palmeiras – MN:** 12637, 12644 e 12664; **Seabra – MN:** 14732, 14737, 14739, 14743, 15085, 15087, 15089, 15091, 15095, 15759;

Medidas de crânio e mandíbula

Holochilus sciureus

Brasil; Alagoas; Limoeiro de Anadia – MN: 41865, 41866, 41867, 41868; **Quebrangulo – MN:** 66697, 66698, 66923, 66924; **Viçosa – MN:** 41877, 41878, 1885, 41887, 41888, 41893, 41897, 41901, 41918, 17454, 17456, 66682, 66683, 66705, 66712, 66716, 66720, 66721, 66722, 66723, 66733, 66734, 66742, 66755, 66758, 66760, 66762, 66771, 66774, 66780, 66782, 66783, 66787, 66788, 66796, 66798, 66800, 66806, 66809, 66810, 66815, 66817, 66821, 66831, 66832, 66833, 66837, 66838, 66839, 66861, 66865, 66889, 66892, 66895, 66896, 66897, 66909, 66913, 66916, 66917, 66918, 66926, 66928, 66935, 66943, 66946, 66956, 66959, 66962, 66964, 66975, 66996, 66997, 67000, 67007, 67010, 67013.

Nectomys squamipes

Brasil; Alagoas; Anadia – MN: 12412, 12423, 68527, 68528; **Capela – MN:** 12401 e 12403; **Viçosa – MN:** 12416, 12420, 12422, 12425, 12428, 12431, 12432, 12434, 12438, 12439, 12440, 12442, 12443, 12447, 12449, 12453, 12456, 12457, 12458, 12459, 12460, 12462, 12463, 12464, 12469, 12471, 12475, 12476, 12477, 12478, 12479, 12480, 12482, 12483,

12487, 12490, 12491, 12492, 12495, 17479, 17480, 17481, 17484, 17485, 17487, 17490, 17491, 17628, 17633, 17634, 67255, 67257, 67258, 68486, 68500, 68502, 68503, 68504, 68505, 68506, 68512, 68513, 68516, 68517, 68519, 68520, 68522, 68523, 68401; **Bahia;** **Ilheus – MN:** 8717, 10696, 10732, 10838, 10919, 10947, 68406, 68681.

Cerradomys vivoi

Brasil; Bahia; Feira – MN: 9800, 9805, 9807, 9812, 9836, 9837, 9842, 9987, 12309, 12311, 12312, 12314, 12315, 12317, 12319, 12321, 12322, 12323, 12324, 12325, 12326, 12340, 12341, 12342, 12343, 12664, 14841, 14842, 14844, 14896, 14898, 14906, 14912, 14913, 14915, 14941, 14944, 14947, 14950, 14951, 14957, 14960, 14966, 14978, 17924, 17925, 17931, 17932, 17934, 17935, 17936, 17938, 18189, 18191, 18192, 18193, 18194, 18195, 18196, 27501, 27588, 27596, 27600, 27602, 27604, 27608, 63331, 63334, 63364, 63377, 75888, 75892, 75926.

Apendice II. Espécimes utilizados nas análises qualitativas

Holochilus sciureus

Brasil; Alagoas; Limoeiro de Anadia – MN: 66625; Quebrangulo – MN: 66676, 66697, 66698, 66777; Viçosa – MN: 17453, 66705, 66721, 66727, 66736, 66740, 66755, 66760, 66774, 66780, 66786, 66619, 66783.

Nectomys squamipes

Brasil; Alagoas; Capela – MN: 12404; Viçosa – MN: 12422, 12428, 12431, 12431, 12432, 12438, 12440, 12444, 12456, 12470, 12479, 12487, 17477, 17485, 17632, 17634; Bahia; Ilhéus:8717.

Cerradomys vivoi

Brasil; Bahia; Feira – MN: 8356, 9812, 9816, 9836, 9837, 12312, 12315, 12317, 12319, 12321, 12322, 12324, 12325, 14842, 14947, 14954, 14986, 18196.

Apendice III. Coeficientes alométricos bivariados

A4.1 Coeficientes alométricos das trajetórias ontogenéticas das medidas corporais externas. O asterisco indica que o valor foi significativamente diferente dos demais ($p < 0,05$).

	<i>H. sciurues</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. vivoi</i>
CC x C	0,877	0,870	1,029
CC x Pé	0,577*	0,802	0,730
CC x O	0,527*	0,759	0,927

A4.2 Coeficientes alométricos das trajetórias ontogenéticas das medidas cranianas. O asterisco indica que o valor foi significativamente diferente dos demais ($p < 0,05$).

	<i>H. sciurues</i>	<i>N. squamipes</i>	<i>C. vivoi</i>
CCI x CD	1,397*	1,254	1,228
CCI x LZ	0,802	0,850	0,713*
CCI x LCO	0,487*	0,467*	0,477*
CCI x LN	0,864*	1,076	1,159
CCI x LPM	0,723*	0,983	1,182
CCI x CN	1,073*	1,247	1,211
CCI x MLI	0,382*	0,708	0,754
CCI x LCC	0,362	0,422	0,462
CCI x AR	1,04*	1,122*	1,271*
CCI x ACC	0,628	0,764*	0,663
CCI x CM	0,969*	0,964*	0,914*