

EVOLUÇÃO CRANIANA EM *Trinomys yonenagae* (RODENTIA: ECHIMYIDAE):

ANÁLISE GEOMÉTRICA NO CONTEXTO DE UMA FILOGENIA MOLECULAR

PATRICIA AVELLO NICOLA

Orientador: Sérgio Furtado dos Reis

Co-Orientador: Leandro Rabello Monteiro

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Patricia Avello
nicola
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Sérgio Furtado dos Reis

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas, UNICAMP, para a obtenção
do título de Mestre em Ecologia.

Campinas

Estado de São Paulo ~ Brasil

Março de 2002

UNIDADE 30
Nº CHAMADA T/UNICAMP
N542e
V EX
TOMBO BC/ 50077
PROC 16-837/02
C DX
PREÇO R\$ 14,00
DATA 30/07/02
Vº CPD

CM00170717-3

B ID 248375

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

N542e **Nicola, Patricia Avello**
Evolução craniana em *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae):
Análise geométrica no contexto de uma filogenia molecular/ Patricia
Avello Nicola.--
Campinas, SP:[s.n.], 2002

Orientador: Sérgio Furtado dos Reis
Co-orientador: Leandro Rabello Monteiro
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia

1. Evolução morfológica 2. *Trinomys yonenagae* 3. Morfometria
geométrica. I. Reis, Sérgio Furtado dos. II. Monteiro, Leandro
Rabello. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
Biologia. IV. Título.

Campinas, 11 de março de 2002.

Banca Examinadora:

Prof Dr. Sérgio Furtado dos Reis (orientador)

Sérgio Furtado dos Reis

Prof. Dr. Emygdio L. A. Monteiro-Filho

Emygdio L. A. Monteiro-Filho

Prof. Dr. Fernando José Von Zuben

Fernando José Von Zuben

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy

606452002

Campinas, 11 de março de 2002.

Banca Examinadora:

Prof Dr. Sérgio Furtado dos Reis (orientador) _____

Prof. Dr. Emygdio L. A. Monteiro-Filho _____

Prof. Dr. Fernando José Von Zuben _____

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy _____

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a execução deste trabalho, em especial ao: Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis, pela orientação, pelas horas dedicadas na explicação de morfometria geométrica e principalmente pelo incentivo e valiosas contribuições para minha formação acadêmica e ao Prof. Dr. Leandro Rabello Monteiro pela valiosa co-orientação e amizade.

Também agradeço ao Prof. Dr. Fernando José Von Zuben pela valiosa atenção aos estudos de *thin-plate spline* e pela cuidadosa leitura deste trabalho; ao Prof. Dr. Emygdio Leite de Araújo Monteiro Filho pela cuidadosa leitura e sugestões; ao Prof. Dr. João Alves de Oliveira, Prof. Dr. Luiz Flamarion Barbosa de Oliveira e Prof. Dr. Leandro de Oliveira Salles por tornarem disponível os exemplares e por permitir o acesso à Coleção do Museu Nacional, no Rio de Janeiro e a Stella Maris Santos Franco e Sérgio Maia Vaz pela atenção, dedicação e auxílio no manuseio dos espécimens do Museu Nacional; ao Prof. Dr. Mario de Vivo por tornar disponível os exemplares da coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Agradeço às pessoas que trabalham ou trabalharam junto ao laboratório do Prof. Sérgio Furtado dos Reis, com as quais convivi durante estes anos: Luiza Carla Duarte, Malva Isabel M. Hernandez, Vinícius Bonato, Eduardo G. Martins, Ana Cláudia R. Alves e Luiz Fernando Ribeiro, em especial ao meus queridos amigos Anders G. da Silva, Naiara Pinto e Franco L. de Souza.

Agradeço, ainda, ao Jaime Somera pela confecção das gravuras que ilustram este trabalho e a atenção do aluno do curso de Pós-Graduação em Ecologia, Rafael L.

G. Raimundo na elaboração das imagens. Agradeço o Vini pelo esclarecimento de algumas dúvidas relacionadas a reserva técnica e com relação aos formulários a serem entregues na SCPG.

Pelo suporte financeiro, fundamental para o desenvolvimento deste trabalho, agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo Nº 00/13862-0.

Por fim, agradeço o apoio fundamental dos meus pais e de César pelo carinho e apoio.

EVOLUÇÃO CRANIANA EM *Trinomys yonenagae* (RODENTIA: ECHIMYIDAE):
ANÁLISE GEOMÉTRICA NO CONTEXTO DE UMA FILOGENIA MOLECULAR

ÍNDICE GERAL

1 INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	7
2.1 MATERIAL EXAMINADO.....	7
2.2 MARCOS ANATÔMICOS.....	8
2.3 MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E ANÁLISES MULTIVARIADAS.....	10
3. RESULTADOS.....	20
3.1 VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA.....	20
3.2 CONFIGURAÇÃO DE CONSENSO E DEFORMAÇÕES RELATIVAS.....	22
4. DISCUSSÃO.....	26
5. LITERATURA CITADA.....	32
TABELAS.....	40
FIGURAS.....	44
APÊNDICE.....	53

ÍNDICE DE TABELAS

- Tabela 1. Relação das espécie estudadas, número de indivíduos analisados de cada espécie, localidades de coleta e sexo. **pág. 40**
- Tabela 2. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista dorsal do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α . **pág. 41**
- Tabela 3. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista ventral do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α . **pág. 42**
- Tabela 4. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista lateral do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α . **pág. 43**

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Relações filogenéticas na linhagem de *Trinomys* que inclui *T. yonenagae* inferida das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000). **pág. 44**
- Figura 2. Padrão de coloração de pelagem de cada uma das cinco espécies de *Trinomys* na linhagem que inclui *T. yonenagae*. A árvore filogenética foi inferida de seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000). **pág. 45**
- Figura 3. Localização dos marcos anatômicos do crânio nas vistas dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). **pág. 46**
- Figura 4. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a vista dorsal do crânio. **pág. 47**
- Figura 5. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a vista ventral do crânio. **pág. 48**
- Figura 6. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a vista lateral do crânio. **pág. 49**
- Figura 7. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha = 0$, $\alpha = 1$ e $\alpha = -1$; B) Localização dos 12 marcos anatômicos da vista dorsal; C) Árvore filogenética inferida através

das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000). **pág. 50**

Figura 8. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha = 0$, $\alpha = 1$ e $\alpha = -1$; B) Localização dos 16 marcos anatômicos da vista ventral; C) Árvore filogenética inferida através das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000). **pág. 51**

Figura 9. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha = 0$, $\alpha = 1$ e $\alpha = -1$; B) Localização dos 17 marcos anatômicos da vista lateral; C) Árvore filogenética inferida através das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000). **pág. 52**

RESUMO

O crânio de uma linhagem monofilética dentro do gênero *Trinomys*, que inclui a espécie *T. yonenagae*, é tratado neste estudo sob o paradigma das estruturas morfológicas complexas, cuja forma final resulta da interação de vários componentes distintos e pode ser modelada, no nível morfogenético, pela variação localizada em diferentes escalas geométricas. A variação da forma craniana entre as cinco espécies de *Trinomys*, para as vistas dorsal, ventral e lateral, foi investigada comparativamente usando o formalismo geométrico das funções de *thin-plate splines*, para descrever a organização da forma craniana em termos da escala geométrica da localização das diferenças na forma. Os resultados demonstraram que o conteúdo de informação da forma craniana na linhagem monofilética dentro do gênero *Trinomys*, que inclui a espécie *T. yonenagae*, pode variar em relação à estrutura filogenética molecular nos diferentes níveis de complexidade de organização representados pelas vistas dorsal, ventral e lateral, bem como revelaram que existe uma escala natural de variação da forma craniana comensurável com a variação hierárquica molecular do gene mitocondrial citocromo *b*. A análise de componentes principais das deformações parciais mostrou que, somente para a vista lateral do crânio e para os componentes localizados de forma em pequena escala ($\alpha = -1$), o padrão de diferenciação morfológica é comensurável com a hipótese filogenética independente inferida das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* para a linhagem de *Trinomys* que inclui *T. yonenagae*.

ABSTRACT

The skull of a monophyletic lineage of the genus *Trinomys* that includes the species *T. yonenagae* is viewed in this study under the paradigm of complex morphological structures whose final shape results from the interaction of several component parts. Under this paradigm, shape can be modeled at the morphogenetic level as localized variation at different geometric scales. Skull shape variation among the five species of *Trinomys*, for the dorsal, ventral, and lateral views of the skull, was investigated comparatively using the geometric formalism of the thin-plate spline functions to describe the organization of skull shape in terms of the geometric scale of shape differences. The results demonstrated that the information content of skull shape in the lineage that includes *T. yonenagae* can vary with respect to the molecular phylogenetic structure in the different levels of organizational complexity represented by the dorsal, ventral, and lateral views of the skull. The results also showed that there is a natural scale of variation in skull shape, which is commensurate with the molecular hierarchical variation of mitochondrial cytochrome *b* gene. Principal component analysis of the partial warps showed that, only for the lateral view of the skull and for the localized components of shape at small geometric scales ($\alpha = -1$), the pattern of morphological differentiation is commensurate with the independent phylogenetic hypothesis inferred from the sequences of the cytochrome *b* gene for the lineage of *Trinomys* that includes *T. yonenagae*.

1. INTRODUÇÃO

As bases da taxonomia e sistemática dos ratos de espinhos do gênero *Proechimys* foram estabelecidas por Moojen em 1948. Durante seu estudo, Moojen (1948) observou que as espécies de *Proechimys* apresentavam um padrão de distribuição geográfica disjunta; com um pequeno número de espécies restritas à porção leste do Brasil, a leste do Rio São Francisco e um grande número de espécies ocupando uma área maior, a oeste do Rio São Francisco, ocorrendo da região central ao norte do Brasil e estendendo-se pela América Central até o sul da Nicarágua. Moojen (1948) observou, ainda, que as espécies de cada uma destas áreas poderiam ser diagnosticadas pelo comprimento da dobra principal na superfície de oclusão dos dentes molariformes.

Em todas as espécies da porção leste do Brasil, a dobra principal dos dentes molariformes é longa e estende-se por toda a coroa, enquanto que nas espécies da porção oeste do Brasil a dobra principal é curta e estende-se somente até a metade da coroa dos dentes molariformes. Um modelo de vicariância, envolvendo mudanças geológicas durante o Pleistoceno, foi sugerido (Moojen, 1948) como a força externa responsável pela evolução dos padrões de distribuição e diferenciação morfológica observados. A diferenciação evolutiva observada dentro do gênero *Proechimys* foi formalizada por Moojen (1948) com a criação de dois subgêneros; *Trinomys*, diagnosticado pela dobra dos dentes molariformes longa e restrito em distribuição na porção leste do Brasil e *Proechimys*,

diagnosticado pela dobra dos dentes molariformes curta e com distribuição desde o Brasil Central até o sul da Nicarágua.

Estudos recentes têm contribuído para uma mudança da visão clássica da distribuição e sistemática de *Proechimys* baseada em análises clássicas de variação morfológica realizadas por Moojen (1948). Uma nova espécie, *P. yonenagae*, diagnosticada como pertencendo ao subgênero *Trinomys*, devido à presença da dobra principal nos dentes molariformes longa, foi descrita de uma localidade a oeste do Rio São Francisco (Rocha, 1995). Além disto, a análise de variação em sistemas moleculares produziu recentemente resultados importantes que implicam em alterações substanciais nos níveis hierárquicos mais elevados da estrutura taxonômica e sistemática do gênero *Proechimys* (Lara *et al.*, 1996; Lara & Patton, 2000). A divergência entre os subgêneros *Trinomys* e *Proechimys*, estimada através de seqüências do gene mitocondrial citocromo *b*, mostrou-se ser tão elevada quanto a média de divergência estimada entre dez gêneros de roedores equimídeos (Lara *et al.*, 1996). Este resultado, juntamente com a evidência preliminar de relacionamento não-monofilético entre *Proechimys* e *Trinomys*, levaram Lara *et al.* (1996) a recomendar o *status* genérico para os subgêneros *Trinomys* e *Proechimys*. A estrutura genealógica inferida dos mesmos dados moleculares (Lara & Patton, 2000) também demonstrou que o arranjo sistemático proposto por Moojen (1948) para as espécies de *Trinomys* pode não ser natural, resultando em unidades parafiléticas ou polifiléticas. Um extenso rearranjo sistemático foi proposto por Lara & Patton (2000) e, dentro do gênero *Trinomys*,

são agora reconhecidas três linhagens monofiléticas, compreendendo nove unidades evolutivas no nível de espécies.

A reconstrução de genealogias moleculares é fundamentalmente importantes não somente para estabelecer bases mais robustas para deduções taxonômicas e sistemáticas, mas também por permitir investigar padrões de evolução morfológica e molecular em linhagens monofiléticas. A evolução de sistemas morfológicos e moleculares envolve fenômenos que ocorrem em diferentes níveis de complexidade de organização e escalas temporal e espacial e, por conseguinte, é esperado que diferentes enfoques tenham sido abordados. Os padrões de evolução morfológica e molecular têm sido estudados sob a perspectiva de correlações entre taxas de evolução em genes reguladores e não-reguladores (genes estruturais; Barrier *et al.*, 2001), congruência entre filogenias estimadas de dados morfológicos e moleculares (e.g. Thomas *et al.*, 2000) e mapeamento genético de traços morfológicos por marcadores moleculares de alta densidade (e.g. Peichel *et al.*, 2001). Em todos os casos busca-se uma escala natural de variabilidade em diferentes níveis, isto é, comensurabilidade entre padrões de evolução e diferenciação morfológica e molecular.

O objetivo deste estudo foi investigar evolução morfológica e molecular sob uma diferente perspectiva, a de correlação entre variação localizada e hierárquica na forma craniana e a estrutura filogenética molecular inferida de seqüências do gene mitocondrial citocromo *b*. O crânio foi escolhido como objeto de estudo por ser uma estrutura morfológica complexa que engloba o aparelho trófico, cérebro e órgão dos sentidos (Voss *et al.*, 1990; Hanken & Thorogood,

1993; Herring, 1993). Além disso, análises qualitativas e quantitativas da forma craniana têm sido classicamente empregadas em inferência filogenética e em decisões sistemáticas (Atchley *et al.*, 1992) e, mais recentemente, para investigar padrões de evolução morfológica sob a perspectiva de processos heterocrônicos (Smith, 2001).

A forma de uma estrutura morfológica complexa como o crânio resulta da interface de interações complexas entre regras morfogenéticas, fenômenos ecológicos e forças evolutivas determinísticas e estocásticas (Murray, 1990; Kuratani *et al.*, 1997; Smith, 1997; Lewontin, 2000; Lieberman *et al.*, 2000). Sob esta perspectiva dinâmica é esperado que a descrição da variabilidade na forma seja condicional ao nível de complexidade de organização e escala escolhidas (Bar-Yam, 1997; Levin, 1992, 2002; Lewontin, 2000). Por conseguinte, uma questão fundamental que emerge para o estudo da evolução morfológica e molecular é se existe algum nível de complexidade de organização e escala de variação na forma que seja comensurável com a genealogia inferida de seqüências moleculares.

Neste estudo, nós utilizamos os padrões filogenéticos inferidos por seqüências moleculares do gene mitocondrial para o gênero *Trinomys* (Lara & Patton, 2000) para investigar a evolução da forma craniana em uma linhagem monofilética que inclui a espécie *T. yonenagae* (Figura 1). A linhagem monofilética que contém *T. yonenagae* foi escolhida porque esta espécie diverge marcadamente na morfologia e ecologia das demais espécies dos gêneros *Trinomys* e *Proechimys*, que juntos compõem mais de 70 espécies (Patton, 1987; Lara & Patton, 2000). Ao contrário das espécies deste gênero, as quais são terrestres e vivem em ambientes

cobertos de vegetação, como florestas e cerrados (Moojen, 1948; Aguilera, 1999; Bergallo & Magnusson, 1999; Corti *et al.*, 2001), *T. yonenagae* vive em habitats com dunas arenosas em uma área restrita na margem esquerda do Rio São Francisco, no estado da Bahia, no nordeste do Brasil, onde escavam túneis que podem chegar até 1,5 m de profundidade (Rocha, 1992, 1995; Manaf & Oliveira, 2000). As dunas arenosas fazem parte do bioma Caatinga caracterizado pela imprevisibilidade de chuvas e condições semi-áridas, com vegetação dominada por plantas das famílias Cactaceae e Bromeliaceae (Ab'Saber, 1974). A morfologia de *T. yonenagae* difere marcadamente das demais espécies de *Trinomys* e *Proechimys* devido a uma combinação de traços, tais como uma pelagem mais clara, pincel caudal bem desenvolvido, patas traseiras grandes e bula timpânica inflada (Figuras 2); características geralmente associadas à evolução em ambientes áridos (Vaughan, 1972; Nowak & Paradiso, 1983).

A singularidade de *T. yonenagae*, observada em atributos ecológicos e traços morfológicos (Rocha, 1992, 1995; Manaf & Oliveira, 2000) não está correlacionada, todavia, com a estrutura de variação observada nas seqüências de DNA mitocondrial, uma vez que esta espécie não se diferencia marcadamente sob o ponto de vista molecular e integra uma linhagem mitocondrial que inclui *T. setosus*, *T. paratus* e *T. eliasi* (Lara & Patton, 2000: Figura 1). Em outras palavras, existe uma disparidade entre a diferenciação no nível do organismo, em termos morfológicos e ecológicos e a diferenciação molecular, em termos de seqüências do DNA mitocondrial. Neste estudo, nós usamos a espécie *T. yonenagae* no contexto de uma filogenia molecular e o desenvolvimento recente do formalismo

geométrico (Bookstein, 1991) para a quantificação da forma com o objetivo de verificar se uma dada perspectiva de complexidade de organização, representada pelas vistas dorsal, lateral e ventral do crânio, e escala de variação da forma craniana podem ser mapeadas na estrutura genealógica derivada das análises filogenéticas do gene mitocondrial citocromo *b* (Lara & Patton, 2000). O formalismo geométrico para análise da forma biológica baseado na mecânica matricial das funções *thin-plate splines* (Bookstein, 1991) foi empregado neste estudo para descrever a variação da forma e mudanças no crânio em termos de processos de forma localizados (Bookstein, 1996; Rohlf, 2001). Esta interpretação biomatemática das funções *thin-plate splines* foi explorada na busca da comensurabilidade entre padrões de variação na forma craniana e estrutura genealógica molecular.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MATERIAL EXAMINADO

O presente estudo foi conduzido com base em espécimens depositados no Museu Nacional (MN), Rio de Janeiro; Museu de Zoologia da Universidade de Zoologia Universidade de São Paulo (MZUSP) e Museu de Biologia Prof. Mello Leitão em Santa Teresa (MBML), Espírito Santo (Apêndice 1). Todos os espécimens foram alocados a classes etárias segundo a classificação de Pessoa & Reis (1991), com base nos critérios de erupção e desgaste da superfície dos dentes molariformes e apenas os indivíduos adultos, pertencentes às classes etárias 6 e 7, foram examinados. A nomenclatura taxonômica utilizada foi a proposta por Lara & Patton (2000).

As localidades dos 44 indivíduos das cinco espécies analisadas, com as respectivas coordenadas geográficas e tamanhos de amostra, estão descritas a seguir. *Trinomys setosus setosus*: Minas Gerais, Juiz de Fora (21°76'S, 43°35'W: $n = 2$), Passos (20°71'S, 46°60'W, $n = 1$), Rio Casca (20°22'S, 42°65'W: $n = 1$), localidade desconhecida ($n=1$); *Trinomys setosus denigratus*: Bahia, Ilhéus (14°78'S, 39°04'W, $n = 10$); *Trinomys yonenagae*: Bahia, Ibiraba (10°48'S, 42°50'W, $n = 17$); *Trinomys eliasi*: Rio de Janeiro, Maricá (22°92'S, 42°82'W: $n = 5$); *Trinomys paratus*: Espírito Santo, Cariacica (20°26'S, 40°42'W: $n = 6$), Santa Teresa (19°93'S, 40°60'W: $n = 1$).

2.2 MARCOS ANATÔMICOS

A escolha dos marcos anatômicos para o crânio de *Trinomys* baseou-se em estudos de evolução e ontogenia craniana em sigmodontíneos (Zelditch *et al.*, 1992), ciurídeos (Roth, 1996) e echimídeos (Monteiro *et al.*, 1999). Marcos anatômicos em duas dimensões, que se supõem serem homólogos, foram identificados para as vistas dorsal, ventral e lateral do crânio (Figura 3a, b, c) e são descritos abaixo.

Vista dorsal.– 1. ponto mais anterior da sutura entre os nasais; 2. ponto mais anterior da sutura entre o nasal e a premaxila; 3. sutura entre a premaxila, o frontal e a maxila; 4. sutura entre o nasal, o frontal e a premaxila; 5. sutura entre os nasais e os frontais; 6. sutura entre o frontal e o maxilar (região lacrimal); 7. sutura entre o maxilar e o jugal (no arco zigomático); 8. sutura entre o jugal e o esquamosal no arco zigomático; 9. sutura entre o frontal, parietal e esquamosal; 10. sutura entre os frontais e o parietal; 11. sutura entre o processo posterior do esquamosal, o parietal e o occipital; 12. ponto médio sagital do osso occipital.

Vista ventral.– 1. ponto mais anterior da sutura entre os nasais; 2. margem lateral do alvéolo do incisivo, na interseção do mesmo com o contorno externo do crânio; 3. porção anterior do forâmen incisivo da premaxila; 4. sutura entre a premaxila e a maxila, onde a mesma intercepta o contorno do crânio; 5. sutura entre a porção vomerina da premaxila e a maxila; 6. interseção entre a maxila e a região anterior do pré-molar; 7. porção mais anterior da fossa mesopterigóide; 8. sutura entre o maxilar e o jugal; 9. interseção entre a maxila e a região posterior

do terceiro molar; 10. ponto mais lateral na sutura presfenóide-basiesfenóide, onde a mesma intercepta o espaço esfenopalatino; 11. processo do osso jugal; 12. processo entre o esquamosal e jugal; 13. sutura entre o esquamosal, o aliesfenóide e o osso timpânico; 14. ponto onde a sutura entre o basiesfenóide e basioccipital contacta com a bula timpânica; 15. ponto mais anterior do forâmen magnum; 16. ponto mais posterior do occipital.

Vista lateral.– 1. ponto mais anterior da sutura entre os nasais; 2. ponto mais anterior da sutura entre o nasal e a premaxila; 3. interseção entre a premaxila e a face anterior do incisivo; 4. interseção entre a premaxila e a face posterior do incisivo; 5. sutura entre a premaxila e a maxila, onde a mesma intercepta o contorno lateral do crânio; 6. região anterior da sutura entre o maxilar e o jugal no arco zigomático; 7. sutura entre a premaxila, maxila e frontal; 8. sutura entre o frontal e a maxila na região lacrimal; 9. região superior-posterior da sutura entre a maxila e o jugal; 10. região inferior-posterior da sutura entre a maxila e o jugal; 11. sutura entre o jugal e o esquamosal; 12. processo posterior do jugal; 13. processo posterior do esquamosal; 14. interseção entre as suturas do esquamosal, frontal e o parietal; 15. interseção postero-lateral entre o esquamosal e o aliesfenóide; 16. base do processo paraoccipital; 17. ponto médio sagital do osso occipital.

2.3 MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E ANÁLISES MULTIVARIADAS

A morfometria geométrica é uma metodologia usada para estudar a variação de forma da configuração de marcos anatômicos arquivados em um sistema de coordenadas Cartesianas. Metodologicamente, as análises em morfometria geométrica compreendem três fases (Bookstein, 1996b: 132): a primeira fase compreende a conversão dos dados de marcos anatômicos digitalizados de cada organismo em um único ponto no espaço de forma de Kendall e, posteriormente, a projeção destes pontos no espaço linear tangente. Neste espaço curvo de forma de Kendall a configuração de marcos anatômicos de cada organismo estudado é transladada, isto é, a configuração de marcos anatômicos é centralizada de modo que o centróide (ponto médio ou centro de massa) de cada configuração de marcos anatômicos coincida com a origem do sistema cartesiano. Posteriormente cada configuração de marcos anatômicos homólogos é escalonada, onde o tamanho é definido em termos do centróide da configuração. O tamanho do centróide é definido como a distância de cada um dos marcos anatômicos ao centróide, dado pela fórmula

$$\|v_c\| = \sqrt{d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_p^2}$$

onde $\|v_c\|$ é o módulo do comprimento do vetor centróide, d_p^2 é a distância do marco anatômico ao centróide.

A última transformação é a remoção dos efeitos de orientação, onde todas as configurações são rotacionadas de maneira ótima, com a finalidade de

minimizar a soma das distâncias quadráticas entre os marcos anatômicos homólogos (distância de Procrustes) de um par de espécimens. Uma representação gráfica dos procedimentos descritos acima pode ser encontrada em Monteiro & Reis (1999).

A segunda fase é realizar análises multivariadas no espaço linear tangente e, por fim, a terceira fase é retornar ao espaço de forma curvo de Kendall, exibindo os resultados das análises multivariadas através de métodos gráficos com a finalidade de permitir a visualização, interpretação e compreensão do fenômeno.

A translação das configurações consiste do deslocamento destas, de modo que o centróide (centro da massa) de cada configuração seja coincidente com a origem do sistema no plano Cartesiano. As configurações assumem uma nova posição no eixo Cartesiano calculada por

$$\mathbf{X}_t = (\mathbf{I} - \mathbf{P})\mathbf{X}_i$$

onde $\mathbf{I}$ é a matriz identidade de ordem $p \times p$, onde p é o número de marcos anatômicos da configuração, $\mathbf{P}$ é uma matriz de ordem $p \times p$ onde todos os elementos são iguais a $\frac{1}{p}$ e $\mathbf{X}_i$ é a matriz com as coordenadas originais de cada marco anatômico, onde nas linhas estão os marcos anatômicos e nas colunas os valores das coordenadas x e y para cada marco (Bookstein, 1991).

O escalonamento (proporcionalização) é a padronização do tamanho das configurações de forma. O tamanho das configurações é definido em termos do tamanho do centróide e depende da distância entre o centróide e as coordenadas

de cada marco anatômico homólogo (Bookstein, 1991). A utilização do tamanho do centróide como medida de tamanho padrão em todas as análises geométricas justifica-se pelo fato do tamanho do centróide ser uma medida de tamanho não relacionada à forma, portanto sem dependência alométrica. O tamanho do centróide é calculado como

$$s_i = \sqrt{\text{tr}((\mathbf{I} - \mathbf{P})\mathbf{X}_i\mathbf{X}_i^T(\mathbf{I} - \mathbf{P}))}$$

onde tr representa o traço da matriz, dado pela soma dos elementos da diagonal, e $\mathbf{X}_i^T$ é a matriz transposta de $\mathbf{X}_i$.

A proporcionalização é obtida fazendo com que cada configuração tenha o tamanho do centróide igual a 1, ou seja, cada coordenada da matriz $\mathbf{X}_i$ (matriz transladada) é dividida pelo tamanho do centróide s_i , conforme dado pela fórmula

$$\mathbf{X}_{itp} = \frac{(\mathbf{I} - \mathbf{P})\mathbf{X}_i}{s_i}.$$

Desta forma, todas as configurações são centradas na origem e têm centróide de tamanho igual a 1 (Bookstein, 1991).

A rotação tem por finalidade remover o efeito da orientação das coordenadas, de modo que os marcos correspondentes nas configurações sobrepostas estejam o mais próximo possível. Para isso, há a necessidade de minimizar a soma das distâncias quadráticas representadas entre os marcos anatômicos homólogos (Rohlf & Slice, 1990). O método dos quadrados mínimos ortogonais é utilizado para computar a matriz de rotação $\mathbf{H}$, segundo a fórmula

$$\mathbf{H} = \mathbf{V}\mathbf{S}\mathbf{U}^T$$

onde $\mathbf{V}$ e $\mathbf{U}$ são matrizes ortonormais de rotação $k \times k$, onde k é o número de dimensões em que os marcos foram coletados, obtidas pela decomposição em valores singulares

$$\mathbf{X}_1^T \mathbf{X}_2 = \mathbf{U} \mathbf{\Sigma} \mathbf{V}^T,$$

onde $\mathbf{X}_1$ e $\mathbf{X}_2$ são matrizes de coordenadas de marcos anatômicos e a matriz $\mathbf{S}$ é uma matriz diagonal obtida da matriz $\mathbf{\Sigma}$ através da chamada *função sinal*. Esta função transforma a matriz $\mathbf{\Sigma}$ na matriz identidade $\mathbf{S}$, preservando o sinal dos elementos da diagonal (Monteiro & Reis, 1999).

A menor soma possível dos quadrados das distâncias entre as coordenadas correspondentes de cada configuração é obtida rotacionando a configuração $\mathbf{X}_{itp}$ (matriz transladada e proporcionalizada) através da fórmula

$$\mathbf{X}_{itpr} = \mathbf{X}_{itp} \times \mathbf{H}.$$

Este produto da matriz de coordenadas pela matriz $\mathbf{H}$ faz com que todos os marcos no plano cartesiano sofram uma rotação com um mesmo ângulo θ .

As operações de translação, proporcionalização e rotação realizadas sobre as coordenadas originais definem cada um dos n indivíduos da amostra, representados pela matriz $\mathbf{X}_{itpr}$, como um ponto no espaço de forma curvo de Kendall. Posteriormente, cada ponto é projetado em um espaço linear tangente que tangencia o espaço de forma de Kendall no ponto correspondente ao da configuração de consenso (Rohlf, 1996).

A configuração de consenso é obtida através do ajuste ótimo de todas as configurações da amostra. Uma matriz $X_{1_{tp}}$ é tomada como uma configuração de referência e todas as demais $X_{i_{tp}}$, sendo que $i = 2, 3, \dots, n$, da amostra serão rotacionadas de modo a se ajustar otimamente a $X_{1_{tp}}$, resultando em uma nova configuração média Y_1 . Todas as matrizes $X_{i_{tp}}$, sendo que $i = 1, 2, \dots, n$, serão novamente rotacionadas de modo a se ajustar otimamente a Y_1 , resultando em uma nova configuração média Y_2 . Como critério de parada Rohlf & Slice (1990) recomendam uma tolerância da ordem 10^{-3} ou 10^{-4} (Rohlf & Slice, 1990).

A linearização do espaço curvo de Kendall é dada pela função *thin-plate splines* que, de maneira geral, permite a visualização de qualquer par de formas no espaço de forma como uma deformação Cartesiana (Bookstein, 1996b:144). A função *thin-plate splines* para configurações em duas dimensões, x e y , pode ser escrita como

$$\begin{bmatrix} x' \\ y' \end{bmatrix} = A \begin{bmatrix} 1 \\ x \\ y \end{bmatrix} + \sum_{j=1}^p \mathbf{n}_j U(r_j)$$

onde x e y são as coordenadas de qualquer marco na configuração de referência, x' e y' são as coordenadas de um mesmo marco do i - espécimen na amostra, A é uma matriz com $k \times (k + 1)$ parâmetros que correspondem a uma transformação afim linear (translação, proporcionalização e rotação), $U(r_j)$ é uma função não lineare de base radial que tem como argumento a distância entre dois marcos na

configuração de referência e $\mathbf{n}$ são dois vetores de dimensão k dos parâmetros que definem uma deformação não-linear (Rohlf, 1996).

Os parâmetros $\mathbf{A}$ e $\mathbf{n}$, necessários para transformar a configuração de marcos da referência na configuração do i -espécimen, são calculados pelas fórmulas

$$\mathbf{A} = \mathbf{X}\mathbf{L}_q^{-1}$$

e

$$\mathbf{n} = \mathbf{X}\mathbf{L}_p^{-1}$$

onde $\mathbf{X}$ é a matriz de coordenadas do i -espécimen com ordem $k \times p$, $\mathbf{L}_q^{-1}$ é a porção superior direita da inversa da matriz $\mathbf{L}$ e $\mathbf{L}_p^{-1}$, chamada de matriz de energia de deformação, é a porção superior esquerda inversa da matriz $\mathbf{L}$. Os elementos da matriz $\mathbf{A}$ descrevem as diferenças em termos de uma transformação linear, que inclui a translação, a proporcionalização e a rotação das configurações (Rohlf, 1996). Os parâmetros não-uniformes, $\mathbf{n}$, descrevem as diferenças de forma causadas por deformações locais, como expansão, compressão e dobramento, entre a configuração de um organismo e a configuração de referência.

A matriz $\mathbf{L}$ é construída a partir de duas matrizes como

$$\mathbf{L} = \left[\begin{array}{c|c} \mathbf{P} & \mathbf{Q} \\ \hline \mathbf{Q}^T & \mathbf{0} \end{array} \right],$$

onde

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0 & U(r_{12}) & \dots & U(r_{1j}) \\ U(r_{21}) & 0 & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ U(r_{i1}) & U(r_{i2}) & \dots & 0 \end{bmatrix}$$

e

$$\mathbf{Q} = \begin{bmatrix} 1 & x_1 & y_1 \\ 1 & x_2 & y_2 \\ \dots & \dots & \dots \\ 1 & x_k & y_k \end{bmatrix}.$$

A matriz $\mathbf{P}$ é definida pelos valores de $U(r_{ij})$ para a distância entre os marcos na configuração de referência e a matriz $\mathbf{Q}$ contém as coordenadas da configuração de referência mais uma coluna de números 1 (Bookstein, 1996b). A função $U(r_{ij})$ que define valores das distâncias entre os marcos é

$$z(x, y) = -U(r_{ij}) = -r_{ij}^2 \log r_{ij}^2,$$

onde r corresponde à distância euclidiana entre os valores dos marcos i e j na configuração de referência. Uma base vetorial que descreve o subespaço tangente linear é criada através da decomposição espectral da matriz de energia de deformação ($\mathbf{L}_p^{-1}$), dada pela fórmula

$$\mathbf{L}_p^{-1} = \mathbf{E} \mathbf{\Lambda} \mathbf{E}^T,$$

onde $\mathbf{\Lambda}$ é uma matriz de ordem $p \times p$ de autovalores e $\mathbf{E}$ é uma matriz de ordem $p \times p$ de autovetores da matriz de energia de deformação (Rohlf, 1996).

Os autovetores da matriz $\mathbf{E}$ são chamados de deformações principais e cada um descreve uma possível mudança aplicável à configuração de referência

em diferentes escalas espaciais (Rohlf, 1996). Os autovalores da matriz Λ , associados aos autovetores da matriz E , são ordenados de forma decrescente em magnitude e a magnitude de cada autovalor está inversamente relacionada à escala geométrica. Autovalores de alta magnitude correspondem a autovetores que descrevem as diferenças de forma em pequena escala, ou seja, diferenças de forma *muito* localizadas que podem ser descritas em termos de deformações das posições dos marcos que estão muito próximos (Rohlf, 1993; Rohlf *et al.*, 1996). Autovalores de pequena magnitude correspondem a autovetores que descrevem as diferenças de forma em grande escala, ou seja, diferenças de forma *menos* localizadas que podem ser descritas em termos de deformações das posições dos marcos que estão mais distantes. Os três últimos autovalores da matriz Λ , devem ser iguais a zero, pois correspondem às diferenças nos componentes uniformes (translação, proporcionalização e rotação; Bookstein, 1991).

As diferenças não-uniformes entre a configuração de referência e o i -espécimen são computadas pela fórmula

$$W_i = Y_i E \Lambda^{-\alpha/2}$$

onde W_i é a matriz de escores da deformação parcial, Y_i é a matriz com as diferenças entre as coordenadas x e y de cada indivíduo i para a referência, E é a matriz de deformações principais, que contém os autovetores e Λ é a matriz de autovalores que pondera os escores de acordo com o valor de α (Rohlf, *et al.*, 1996).

Obtida a matriz W com os escores de deformações parciais dos n indivíduos da amostra com p marcos anatômicos, o próximo passo é aplicar análises multivariadas para ordenar os indivíduos das diferentes espécies analisadas. A análise multivariada recomendada por Bookstein (1991) é a análise de componentes principais da matriz W também chamada de análise de deformações relativas (*relative warps*), e é realizada calculando a matriz de variâncias-covariâncias dos escores das deformações parciais (Rohlf, 1996; Bookstein, 1996). A análise de deformação relativa gera as direções de variação máxima não-uniformes da forma relativa à energia de deformação, *i. e.*, relativo a um índice de escala geométrica inversa (Rohlf *et al.* 1996).

A análise de deformação relativa é usada para descrever a maior tendência na variação da forma entre espécimens dentro de uma amostra como deformações (Rohlf, 1993). Três valores de α podem ser usados para ponderar a análise de deformações relativas (Bookstein, 1996). Quando $\alpha = 0$, as deformações relativas serão calculadas com o mesmo peso e referem-se a uma análise de componentes principais no espaço de forma de Procrustes (Rohlf, 1996). Qualquer valor de $\alpha \neq 0$ transforma a análise para uma análise de componentes principais relativa à energia de deformação ao invés da distância de Procrustes (Rohlf, 1993, 1996; Bookstein, 1996). Estes cálculos somente se aplicam ao subespaço não-uniforme do espaço de forma, porque a energia de deformação no subespaço uniforme é igual a zero. Quando $\alpha = 1$ a variação nas posições relativas dos marcos ocorrem em grande escala. O valor de $\alpha = -1$ informa se a deformação do fenômeno está ocorrendo em pequena escala, ou seja, maior

energia de deformação e deformações mais localizadas (Rohlf, 1993; Rohlf, *et al.*, 1996).

Todas as análises de deformações relativas foram feitas com o programa TpsRelw (Rohlf, 2000).

3. RESULTADOS

3.1. VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA

As amostras disponíveis das cinco espécies de *Trinomys* analisadas neste estudo estão sumarizadas na Tabela 1 em termos do número de indivíduos, sexo e localidade de coleta. Em todas as amostras, os indivíduos são adultos segundo critérios de idade baseados no erupção e desgaste dos dentes molariformes (Pessoa & Reis, 1991). As amostras incluem indivíduos de ambos os sexos, exceto pela amostra de *T. paratus* da qual não é conhecido o sexo dos indivíduos. Os indivíduos das amostras de *T. yonenagae*, *T. s. denigratus* e *T. eliasi* são provenientes de uma única localidade, ao passo que nas demais espécies os indivíduos foram coletados em duas ou mais localidades.

Estas amostras, ainda que limitadas foram empregadas para avaliar a natureza e extensão da variabilidade individual, sexual e da origem geográfica nas espécies de *Trinomys* analisadas neste estudo. A variabilidade na forma craniana foi descrita, para as três vistas do crânio, pelas deformações parciais, que descrevem variação na forma em escalas geométricas hierárquicas e decrescentes, e a estrutura e organização da variação foi avaliada pela análise das variáveis canônicas (Harris, 1975).

As vistas dorsal, ventral e lateral do crânio geraram respectivamente, 20, 28 e 30 deformações parciais que foram empregadas como variáveis de forma na

análise de variáveis canônicas. Nas três vistas, as duas primeiras variáveis canônicas resumem cerca de 88% da variabilidade na forma craniana nas cinco espécies de *Trinomys* (Figuras 4, 5 e 6). As diferentes espécies são representadas por diferentes símbolos e cada um dos indivíduos das cinco espécies é representado por um ponto, a sua projeção, no espaço reduzido das variáveis canônicas 1 e 2 (Figuras 4, 5 e 6). A dispersão dos indivíduos em cada um dos agrupamentos representando cada uma das espécies varia nas três vistas do crânio, sendo a maior dispersão observada na vista dorsal (Figura 4) e a menor na vista lateral (Figura 6). Em todas as vistas cranianas, os indivíduos de cada uma das espécies formam agrupamentos bem definidos, exceto pelas taxa *T. eliasi* e *T. paratus*, que apresentam sobreposição parcial dos indivíduos na vista dorsal do crânio.

Estes resultados, ainda que baseados nas amostras limitadas disponíveis para este estudo, mostram que existe variação na forma craniana dentro de cada uma das amostras, isto é, variação intra-específica devida, provavelmente, às fontes de variação individual, sexual e geográfica, em cada uma das espécies analisadas. Todavia, esta variação é hierarquicamente menos inclusiva e não se confunde com a variação entre as espécies, como demonstrado pelos agrupamentos discretos de indivíduos, representando as diferentes espécies, que ocupam diferentes regiões no espaço reduzido das duas primeiras variáveis canônicas. A análise mostra também que o grau de variabilidade na forma craniana dentro de cada espécie é condicional à vista do crânio.

Pode-se concluir, com base nestas análises que, a despeito das amostras de tamanho pequeno, a variabilidade craniana observada nas cinco espécies de *Trinomys* tem a distribuição hierárquica esperada, ou seja, a variação intra-específica apresenta menor magnitude do que a variação entre as espécies. Por conseguinte, a variação intra-específica não se confunde com a variação inter-específica e permite que sejam feitas inferências estatísticas sobre a evolução da forma craniana nas espécies estudadas no contexto de uma filogenia molecular.

3.2 CONFIGURAÇÃO DE CONSENSO E DEFORMAÇÕES RELATIVAS

Neste estudo, os métodos da morfometria geométrica foram aplicados ao estudo de variação da forma craniana de espécies do gênero *Trinomys*. Cada um dos 44 crânios analisados com p marcos anatômicos (12 para a vista dorsal, 16 e 17 para as vistas ventral e lateral, respectivamente) em um sistema de k coordenadas (duas no caso de figuras planas) no plano Cartesiano foram transladados para a origem do sistema Cartesiano, proporcionalizados para o tamanho do centróide unitário e rotacionados de maneira ótima a fim de minimizar a soma das distâncias quadráticas entre os marcos anatômicos, gerando uma configuração de consenso. Cada um dos n indivíduos na amostra ($n = 43$ para as vistas dorsal e ventral e $n = 39$ para a vista lateral) foram definidos como um ponto no espaço de forma curvo de Kendall e posteriormente projetados em um espaço linear tangente ao espaço de forma de Kendall.

Através da função *thin-plate splines* o espaço de forma curvo de Kendall foi linearizado, permitindo a visualização das formas no espaço de forma de Kendall como uma deformação Cartesiana com $2p - 4$ dimensões (20 dimensões para a vista dorsal, 28 para a vista ventral e 30 para a vista lateral). Posteriormente, foram calculados os descritores de forma, os componentes uniformes e as deformações principais (**E**) e parciais (**W**). As deformações principais (autovetores) descreveram as possíveis mudanças aplicáveis à configuração de referência. As deformações parciais descreveram as possíveis mudanças de forma entre a configuração de referência e a configuração de cada indivíduo da amostra.

As deformações parciais foram analisadas por métodos da estatística multivariada, o que chamamos de deformações relativas, calculando a matriz de variâncias e covariâncias dos escores das deformações parciais, para descrever a organização da variação da forma craniana das espécies estudadas. Os resultados das análises de componentes principais das deformações parciais, para cada vista do crânio, estão detalhadas a seguir.

A repartição da variação na forma craniana na vista dorsal (Figura 7a) entre as cinco espécies de *Trinomys* para as duas primeiras deformações relativas é dada na Tabela 2. A quantidade de variação explicada foi sempre maior para a primeira deformação relativa, embora a proporção entre a primeira e a segunda deformações varie para os três valores de α , de apenas o dobro ($\alpha = 1$) até nove vezes ($\alpha = -1$). Na Figura 7b, cada espécie de *Trinomys* é representada pela média das projeções de cada indivíduo no espaço reduzido das duas primeiras deformações relativas. Para os três valores de α , a ordenação dos valores médios

das deformações relativas 1 e 2 evidenciam a diferença na forma craniana de *T. yonenagae* das demais espécies de *Trinomys* ao longo da primeira deformação relativa. Em nenhum dos valores de α , o padrão de ordenação das espécies de *Trinomys* no espaço das deformações relativas apresenta qualquer semelhança estrutural com as relações filogenéticas inferidas pelo gene mitocondrial citocromo *b* (Figuras 7b, c).

Para a vista ventral do crânio (Figura 8a) a repartição da variabilidade na forma do crânio é semelhante àquela observada para a vista dorsal, tanto em termos da maior variabilidade explicada pela primeira deformação relativa, quanto das proporções entre as deformações relativas 1 e 2 (Tabelas 3 e 2). Para os três valores de α , existem dois agrupamentos ao longo da primeira deformação relativa: um formado por *T. yonenagae* e *T. paratus* e outro formado por *T. s. setosus*, *T. s. denigratus* e *T. eliasi* (Figura 8b). Como observado para a vista dorsal do crânio (Figuras 7b, c), não há congruência entre o padrão de ordenação dos valores médios das deformações relativas e a estrutura filogenética gerada pelo gene mitocondrial citocromo *b* (Figura 8b, c).

A variação na forma craniana na vista lateral (Figura 9a) explicada pela primeira deformação relativa é maior que aquela explicada pela segunda deformação relativa, como nas vistas dorsal e ventral, embora a proporção de variação entre as deformações relativas 1 e 2 seja diferente, variando entre aproximadamente o dobro e quatro vezes (Tabela 4). Para $\alpha = 0$, ao longo da primeira deformação relativa é evidenciada a diferença na forma craniana de *T. yonenagae* das demais espécies de *Trinomys*, ao passo que, para $\alpha = 1$, um grupo é

formado por *T. yonenagae* e *T. paratus* e outro formado por *T. s. setosus*, *T. s. denigratus* e *T. eliasi* (Figura 9b). Para ambos $\alpha = 0$ e $\alpha = 1$, o padrão de ordenação das taxa de *Trinomys* não mostra qualquer congruência com a filogenia molecular (Figuras 9b, c). Por outro lado, para $\alpha = -1$, existem dois agrupamentos: um formado por *T. eliasi* e *T. paratus* e outro que inclui *T. yonenagae*, *T. s. setosus* e *T. s. denigratus* (Figura 9b). Estes dois agrupamentos delineados pela forma do crânio correspondem aos agrupamentos vistos na filogenia molecular, uma vez que existem uma ramificação principal que separa uma linhagem levando a *T. eliasi* e *T. paratus* e outra à *T. yonenagae*, *T. s. setosus* e *T. s. denigratus* (Figura 9c).

No próximo capítulo serão discutidos os resultados da variação da forma craniana da linhagem monofilética de *Trinomys* que inclui *Trinomys yonenagae* no contexto de uma filogenia molecular.

4. DISCUSSÃO

A variação da forma na vista dorsal do crânio em todas as escalas geométricas para todos os valores do expoente α ressaltaram a singularidade morfológica de *T. yonenagae* relativo aos taxa de *Trinomys* na linhagem mitocondrial que inclui, ainda, *T. s. setous*, *T. s. denigratus*, *T. eliasi* e *T. paratus*. Para todos os valores de α para a vista ventral do crânio, *T. yonenagae* agrupou-se com *T. paratus*, porém não apresentou qualquer comensurabilidade com a filogenia inferida das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b*. Para a vista lateral com $\alpha = 0$ a variação da forma craniana destacou a singularidade de *T. yonenagae* e, para $\alpha = 1$, *T. yonenagae* agrupou-se com *T. paratus*, porém para ambos os valores do expoente α para a vista lateral a variação da forma craniana não apresentou qualquer padrão paralelo à filogenia mitocondrial. A única exceção é a vista lateral do crânio para $\alpha = -1$, onde a variação na forma do crânio, em termos da ordenação dos taxa de *Trinomys* no espaço reduzido das duas primeiras deformações relativas, é comensurável com a filogenia inferida do gene mitocondrial citocromo *b*.

Estes resultados demonstram que o conteúdo de informação da forma do crânio pode variar em relação à estrutura filogenética molecular nos diferentes níveis de complexidade de organização, representados pelas vistas dorsal, ventral e lateral do crânio. Além disto, este estudo revelou que a localização hierárquica das mudanças de forma é um fator importante na procura por escalas de variação

morfológica que estão associadas com a filogenia. A descrição localizada dos processos de forma está baseada, no contexto do formalismo das funções *thin-plate splines*, nos autovalores das matrizes de energia de deformação, cuja magnitude está inversamente relacionada à escala geométrica (Bookstein, 1991, 1996; Rohlf *et al.*, 1996). Autovalores de grande magnitude estão associados com diferenças de forma localizadas em pequena escala, que envolvem deformações entre marcos anatômicos vizinhos, enquanto autovalores de pequena magnitude correspondem a diferenças de forma em grande escala, envolvendo deformações amplamente distribuídas (Bookstein, 1996; Rohlf *et al.*, 1996). A ponderação dos autovalores pelo expoente α permite a extração de fenômenos de forma em uma hierarquia de localização (Bookstein, 1996). Com $\alpha = 0$ todas as escalas hierárquicas são ponderadas de maneira igual enquanto que para $\alpha = 1$ e $\alpha = -1$ a ponderação é dada para grandes e pequenas escalas, respectivamente (Bookstein, 1996; Rohlf *et al.*, 1996).

Rohlf (1993) e Rohlf *et al.* (1996) recomendam o uso de $\alpha = 0$ quando o interesse é a variação em todas as escalas. Os estudos recentes envolvendo o formalismo geométrico das funções *thin-plate splines* têm seguido a recomendação de Rohlf (1993) na descrição de padrões hierárquicos da variação da forma e suas possíveis correlações com uma estrutura genealógica independente (Corti & Fadda, 1996; Corti & Rohlf, 2001; Corti *et al.*, 2001; Pretorius & Scholtz, 2001). Uma exceção a esta regra é o trabalho de Monteiro & Abe (1999) sobre os determinantes funcionais e históricos (filogenéticos) da forma da escápula em mamíferos xenartros (preguiças, tamanduás e tatus). Neste trabalho, os autores

demonstraram que somente a variação na forma da escápula em pequena escala geométrica ($\alpha = -1$) era correlacionada com a posição filogenética correta de uma espécie arbórea de tamanduá.

A ponderação dos valores de α diferentes de zero, em particular para $\alpha = -1$, foi fundamental nas análises apresentadas neste estudo com o objetivo de determinar qual escala de variação da forma craniana está correlacionada com a estrutura filogenética. O principal resultado apresentado aqui foi que a comensurabilidade entre os padrões hierárquicos de variação da forma craniana e a estrutura filogenética mitocondrial é condicional ao nível de complexidade de organização e escala geométrica. Este resultado confirma a conjectura feita neste trabalho que, do ponto de vista de sistemas dinâmicos complexos, diferentes níveis de complexidade de organização e escala devem mostrar variabilidade característica (Bar-Yam, 1997; Levin, 1992, 2002).

A metodologia geométrica para a análise da forma biológica é um desenvolvimento recente (Kendall, 1984; Bookstein, 1991; Goodal, 1991) e as implicações estatísticas e matemáticas deste formalismo ainda estão sendo exploradas e avaliadas (Dryden & Mardia, 1998; Rohlf, 2000a,b). Do ponto de vista biológico, o enfoque geométrico para a descrição e interpretação da forma e das mudanças na forma tem permitido novas abordagens a diversos problemas clássicos, tais como o reconhecimento e diagnóstico de espécies crípticas (Adams & Funk, 1998), as bases funcional do deslocamento ecológico de caracteres (Adams & Rohlf, 2000), as bases ontogenéticas da diversidade craniana dos homínídeos ancestrais (Ponce de León & Zollikoffer, 2001) e, também, a aplicação

de modelos de desenvolvimento e evolução de estruturas morfológicas complexas no estudo da variação geográfica em populações naturais (Duarte *et al.*, 2000). Recentemente, Rohlf (2001) investigou o problema de variação da forma no contexto de mapeamento de dados de forma em uma filogenia, incluindo a estimação de estados ancestrais das variáveis de forma. Pretorius & Scholtz (2001) demonstraram a utilidade desta metodologia (Rohlf, 2001) em um estudo de relacionamento fenético de taxas superiores na superfamília Scarabaeioidea.

A despeito destes trabalhos, pouca atenção tem sido dada, todavia, à questão da localização hierárquica dos processos e das mudanças de forma. Conceitualmente, esta questão envolve o problema de padrões e escalas (Levin, 1992, 2002; Bar-Yam, 1997), visto que os padrões observados de variação na forma craniana são o resultado de mecanismos que operam em diferentes escalas daquelas em que os padrões são detectados e descritos (Levin, 1992). Uma questão fundamental é então compreender como a informação é transferida através das escalas e como os padrões observados podem ser compreendidos em termos de processos (Sober, 1998; Levin, 1992; Levin & Pacala, 1997; Ruelle, 2001;). Subjacente ao complexo processo dinâmico que gera a forma biológica, encontram-se os genes que codificam proteínas extracelulares que sinalizam a localização, diferenciação e destino das células em uma dada vizinhança do embrião em desenvolvimento, o controle da expressão gênica em resposta aos sinais moleculares, as interações de produtos gênicos e as interações das células responsáveis pela localização espacial das diferentes formas em suas posições corretas (Blelloch & Kimble, 1999; Tucker & Sharpe, 1999; Bronner-Fraser &

Sternberg, 2000). A evidência molecular do processo de morfogênese, pelo qual a forma é gerada, demonstra assim um processo que é essencialmente espacial e de natureza localizada. Uma mesma percepção emerge da modelagem matemática, na qual a geometria e as relações de dispersão aparecem como parâmetros nas equações diferenciais parciais que modelam a formação de padrões espaciais na morfogênese (Murray, 1990, 2000).

Ambas as perspectivas de desenvolvimento molecular e de modelagem matemática, por conseguinte, enfatizam que o processo morfogenético que emerge no nível de estruturas morfológicas complexas, como o crânio analisado neste estudo, deve ser abstraído como padrões de variação na forma, tendo a organização espacial e a escala como temas dominantes. Como demonstrado neste estudo, o formalismo de análise da forma baseado nas funções *thin-plate splines* (Bookstein, 1991, 1989, 1998; Rohlf, 1996) parece bastante apropriado para revelar escalas de variação na morfologia que são naturais no sentido de estarem correlacionadas com a estrutura filogenética molecular. Como enfatizado por Bookstein (1996, 1998), a mecânica matricial das funções *thin-plate splines* envolve a minimização de funcionais que apresentam um paralelo íntimo com o dobramento de placas de metal sujeitas a forças físicas (Gould, 1998). Evidentemente, a noção de energia necessária para dobrar uma placa de metal na mecânica contínua de placas e cascas não tem paralelo na modelagem de formas biológicas; sendo o crânio analisado neste estudo um exemplo. Todavia, Bookstein (1996, 1998) propôs uma reinterpretação biomatemática para o formalismo da energia da mecânica contínua de placas e cascas em termos da

localização hierárquica de fenômenos de forma. Esta reinterpretação permite a procura de escalas naturais de variação na forma, no sentido de serem comensuráveis com filogenias moleculares, como medido pela ponderação via expoentes α dos autovalores da matriz de energia de deformação. A aplicação destas idéias neste estudo levou à descoberta de uma escala natural de variação na forma do crânio, na linhagem que inclui *T. yonenagae*, que é concordante com a estrutura topológica de variação nas seqüências do gene citocromo *b*.

A metodologia geométrica de análise da forma biológica, formalizada pelas funções *thin-plate splines*, em virtude de suas propriedades biomatemáticas de modelar forma e mudança de forma como fenômenos hierárquicos e localizados, apresenta um grande potencial para modelar processos morfogenéticos com importantes implicações para a compreensão dos mecanismos subjacentes à diversificação ecológica e evolutiva observada. Igualmente importante, o formalismo geométrico nos permitiu descobrir escalas naturais de variação na forma craniana que são comensuráveis com a variação hierárquica molecular do gene mitocondrial citocromo *b*.

5. LITERATURA CITADA

- Ab'Saber, A. N. 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43:1-37.
- Adams, D. C. & D. J. Funk. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate splines. *Systematic Biology* 46:180-194.
- Adams, D. C. & F. J. Rohlf. 2000. Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 97:4106-4111.
- Aguilera, M. N. 1999. Population ecology of *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy* 80:487-498.
- Atchley, W. R., D. E. Cowley, C. Vogl & T. McLellan. 1992. Evolutionary divergence, shape change, and genetic correlation structure in the rodent mandible. *Systematic Biology* 41:196-221.
- Bar-Yam, Y. 1997. *Dynamics of complex systems*. Reading: Perseus Books.
- Barrier, M.; R. H. Robichaux & M. D. Purugganan. 2001. Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 10208-10213.
- Bergalo, H. G. & W. E. Magnusson. 1999. Effects of climate on food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 80: 472-486.
- Blelloch, R. & J. Kimble. 1999. Control of organ shape by a secreted metalloprotease in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Nature* 399: 586-590.

- Bookstein, 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11:567-585.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Bookstein, F. L. 1996a. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology* 58:313-365.
- Bookstein, F. L. 1996b. Combining the tools of geometric morphometrics. In *Advances in Morphometrics* (L. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Naylor & D. E. Slice, eds.). Plenum Press, New York.
- Bronner-Fraser, M. & P. W. Sternberg. 2000. Pattern formation and developmental mechanisms - the cell biological basis of inductive signaling. *Current Opinion in Genetics and Development* 10: 347-349.
- Corti, M., M. Aguilera & E. Capanna. 2001. Size and shape changes in the skull accompanying of South American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology* 253: 537-547.
- Corti, M. & C. Fadda. 1996. Systematics of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) from the horn of Africa: a geometric morphometrics evaluation. *Italian Journal of Zoology* 63: 185-192.
- Corti, M. & F. L. Rohlf. 2001. Chromosomal speciation and phenotypic evolution in the house mouse. *Biological Journal of Linnean Society* 73: (1) 99-112.
- Dryden, I. L. & K. V. Mardia. 1998. *Statistical Shape Analysis*. John Wiley & Sons, New York.

- Duarte, L. C., L. R. Monteiro, F. J. Von Zuben & S. F. dos Reis. 2000. Variation in mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae): Geometric analysis of a complex morphological structure. *Systematic Biology* 49 (3):563-578.
- Hanken, J. & P. Thorogood. 1993. Evolution and development of the vertebrate skull – the role of pattern formation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 9-15.
- Harris, R. J. 1975. *A primer of multivariate statistics*. Academic Press, New York.
- Herring, S. W. 1993. Epigenetic and functional influences on skull growth. In *The Vertebrate Skull* (J. Hanken & B. K. Hall, eds.). Univ. Chicago Press, Chicago.
- Goodall, C. R. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society B* 53: 285-339.
- Gould, P. L. 1988. *Analysis of Plates and Shells*. Prentice Hall, New Jersey.
- Kendall, D. G. 1984. Shape-manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society* 16: 81-121.
- Kuratani, S., I. Matsuo & S. Aizawa. 1997. Developmental patterning and evolution of the Mammalian viscerocranium: Genetic insights comparative morphology. *Developmental Dynamics* 209: 139-155.
- Lara, M. C., J. L. Patton & M. N. F. da Silva. 1996. The simultaneous diversification of South American Echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5:403-413.

- Lara, M. C. & J. L. Patton. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 661-686.
- Levin, S. A. 1992. The problem of scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Levin, S. A. 2002. Complex adaptive systems: Exploring the known, the unknown and the unknowable. In *AMS Conference Proceedings: Mathematical Challenges of the 21st Century*. no prelo.
- Levin, S. A. & S. W. Pacala. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. Pp 271-296. In *Space Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (D. Tilman & P. Kareiva, eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Lewontin, R. 2000. The problems of population genetics. In *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*. R. S. Singh and C. R. Krimbas (eds.). pp. 5-23. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lieberman, D. E., C. F. Ross & M. J. Ravosa. 2000. The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *Yearbook of Physical Anthropology* 43: 117-169.
- Manaf, P. & E. S. de Oliveira. 2000. Behavioral repertoire of the Spiny Rat *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in Captivity. *Revista de Etologia* 2: 3-15
- Monteiro, L. R. & A. S. Abe. 1999. Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: The evolution of a complex morphological structure. *Journal of Morphology* 241:251-263.

- Monteiro, L. R. & S. F. dos Reis. 1999. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Holos Editora, São Paulo, 180 pp.
- Monteiro, L. R., L. G. Lessa & A. S. Abe. 1999. Ontogenetic variation in skull shape of *Thrichomys apereoides* (Echimyidae: Rodentia). *Journal of Mammalogy* 80:102–111.
- Moojen, J. 1948. Speciation in the Brazilian spiny rats (Genus *Proechimys*, Family Echimyidae). *University of Kansas Publications of the Museum of Natural History* 1:301–406.
- Murray, J. D. 1990. *Mathematical Biology*. Springer Verlag, Berlin.
- Murray, J. D. 2000. Pattern formation in integrative biology - a marriage of theory and experiment. *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences, Serie III - Sciences de la Vie-Life Sciences* 323: 5–14.
- Nowak, R. M. & J. L. Paradiso. 1983. *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.
- Patton, J. L. 1987. Species groups of spiny rats genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana: Zoology* n.s. 39:305–345.
- Peichel, C. L.; K. S. Nereng; K. A. Ohgi; B. L. E. Cole; P. F. Colosimo; C. A. Buerkle; D. Schluter & D. M. Kingsley. 2001. The genetic architecture of divergence between threespine stickleback species. *Nature* 414: 901-905.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis. 1991. The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 219-224.

- Ponce de León, M. S. & C. P. E. Zollikoffer. 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412: 534-538.
- Pretorius, E. & C. H. Scholtz. 2001. Geometric morphometrics and the analysis of higher taxa: a case study based on the metendosternite of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 35-50.
- Rocha, P. B. L. 1992. *Ecologia e morfologia de uma nova espécie de Proechimys (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do rio São Francisco (BA)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rocha, P. L. B. 1995. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. *Mammalia* 59:537-549.
- Rohlf, F. L. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: *Contributions of Morphometrics* (L. F. Marcus, E. Bello & A. Garcia-Valdecasas, eds.). Monografias, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Rohlf, F. J. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effect of linear transformation. In: *Advances in Morphometrics* (L. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Naylor & D. E. Slice, eds.). Plenum Press, New York.
- Rohlf, F. J. 2000a. On the use of shape spaces to compare morphometric methods. *Hystrix International Journal of Mammalogy* 11: 8-24.
- Rohlf, F. J. 2000b. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology* 111: 463-478.

- Rohlf, F. J. 2001. Geometric morphometrics in phylogeny. In: Forey, P., Macleod, N. Eds. *Morphology, shape and phylogenetics*. London: Francis & Taylor. In press.
- Rohlf, F. J. 2000. 'tpsRelw', Version 1.22, Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F. L. & D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40-59.
- Rohlf, J. L., A. Loy & M. Corti. 1996. Morphometric analysis of old world Talpidae (Mammalia: Insectivora) using partial-warp scores. *Systematic Biology* 45(3): 344-362.
- Roth, V. L. 1996. Cranial integration in the Sciuridae. *American Zoologist* 36:14-26.
- Ruelle, D. 2001. A departure from equilibrium. *Nature* 414: 263-264.
- Smith, K. K. 1997. Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. *Evolution* 51: 1663-1678.
- Smith, K. K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 169-186.
- Sober, E. 1998. *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. The MIT Press, Cambridge.
- Thomas, M. G., E. Hagelberg, H. B. Jones, Z. Yang & A. M. Lister. 2000. Molecular and morphological evidence on the phylogeny of the Elephantidae. *Proceedings of Royal Society of London (Serie B)* 267: 2493-2500.

- Tucker, A. S. & P. T. Sharpe. 1999. Molecular genetics of tooth morphogenesis and patterning: The right shape in the right place. *Journal of Dental Research* 78:826-834.
- Vaughan, T. A. 1972. *Mammalogy*. Saunders, Philadelphia.
- Voss, R. S., L. F. Marcus & P. Escalante 1990 Morphological evolution in muroid rodents I. Conservative patterns of craniometric covariance and their ontogenetic basis in the neotropical genus *Zygodontomys* *Evolution* 44: 1568-1587.
- Zelditch, M. L., F. L. Bookstein & B. Lundigran. 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. *Evolution* 46:1164-1180.

Tabela 1. Relação das espécie estudadas, número de indivíduos analisados de cada espécie, localidades de coleta e sexo.

Espécie	Total (n)	Localidades	Sexo		
			♂	♀	desconhecido
<i>T. s. setosus</i>	n = 5	Juiz de Fora, Minas Gerais	2		
		Passos, Minas Gerais			1
		Rio Casca, Minas Gerais		1	
		Localidade desconhecida	1		
<i>T. s. denigratus</i>	n = 10	Ilhéus, Bahia	3	6	1
<i>T. yonenagae</i>	n = 17	Ibiraba, Bahia	8	8	1
<i>T. paratus</i>	n = 7	Cariacica, Espírito Santo			6
		Santa Teresa, Espírito Santo	1		
<i>T. eliasi</i>	n = 5	Maricá, Rio de Janeiro	3	2	

Tabela 2. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista dorsal do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α .

	Percentagem da variação explicada	
	Deformação relativa 1	Deformação relativa 2
$\alpha = 0$	63,90	14,48
$\alpha = 1$	60,47	28,29
$\alpha = -1$	81,01	8,65

Tabela 3. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista ventral do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α .

	Percentagem da variação explicada	
	Deformação relativa 1	Deformação relativa 2
$\alpha = 0$	70,71	16,00
$\alpha = 1$	83,00	9,88
$\alpha = -1$	60,25	23,12

Tabela 4. Percentagem de variação explicada pelas deformações relativas 1 e 2 para a vista lateral do crânio de cinco espécies de *Trinomys* para os três valores do expoente α .

	Percentagem da variação explicada	
	Deformação relativa 1	Deformação relativa 2
$\alpha = 0$	46,29	32,48
$\alpha = 1$	69,49	17,84
$\alpha = -1$	47,16	21,16

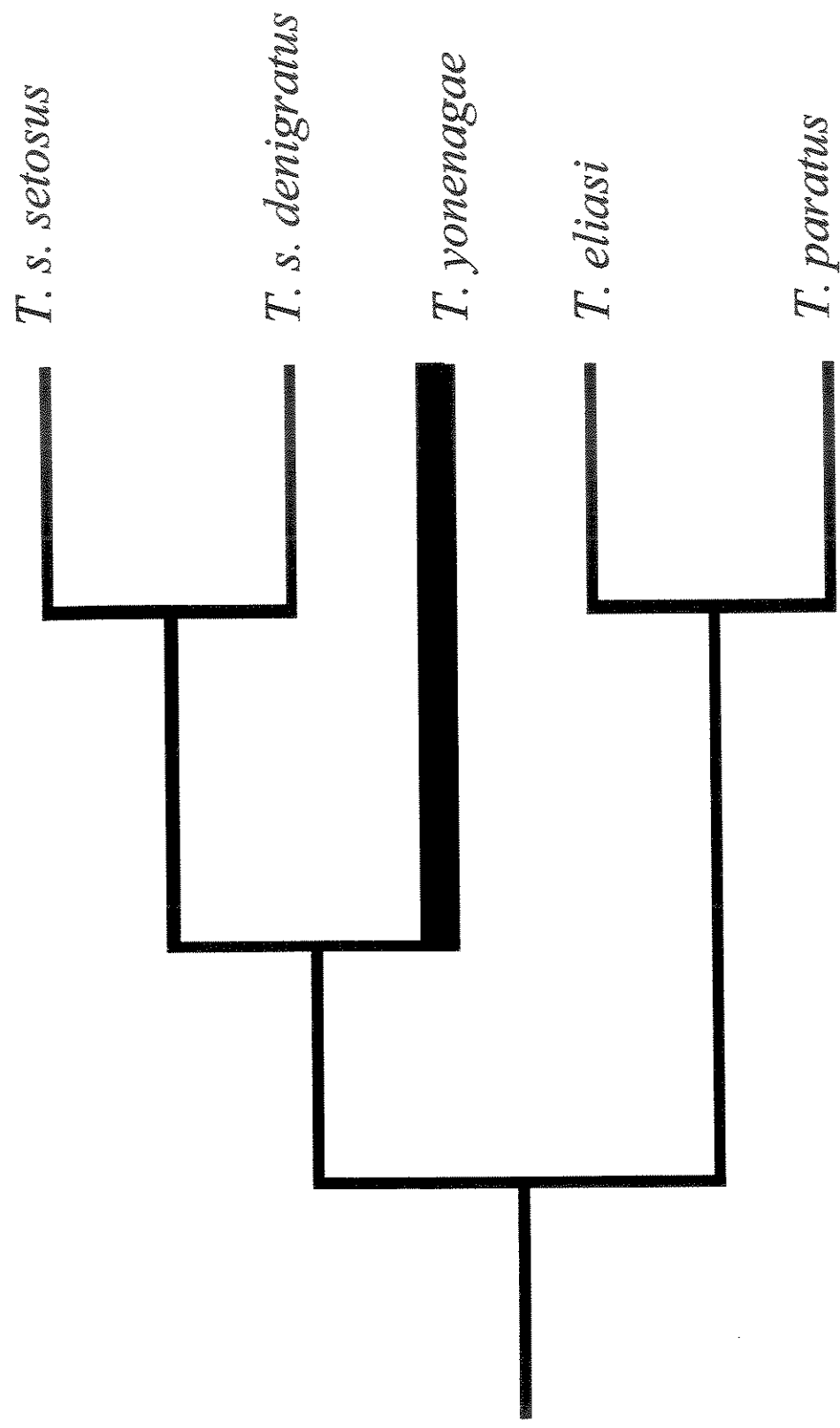


Figura 1. Relações filogenéticas na linhagem de *Trinomys*, que inclui *T. yonenagae*, inferida das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000).

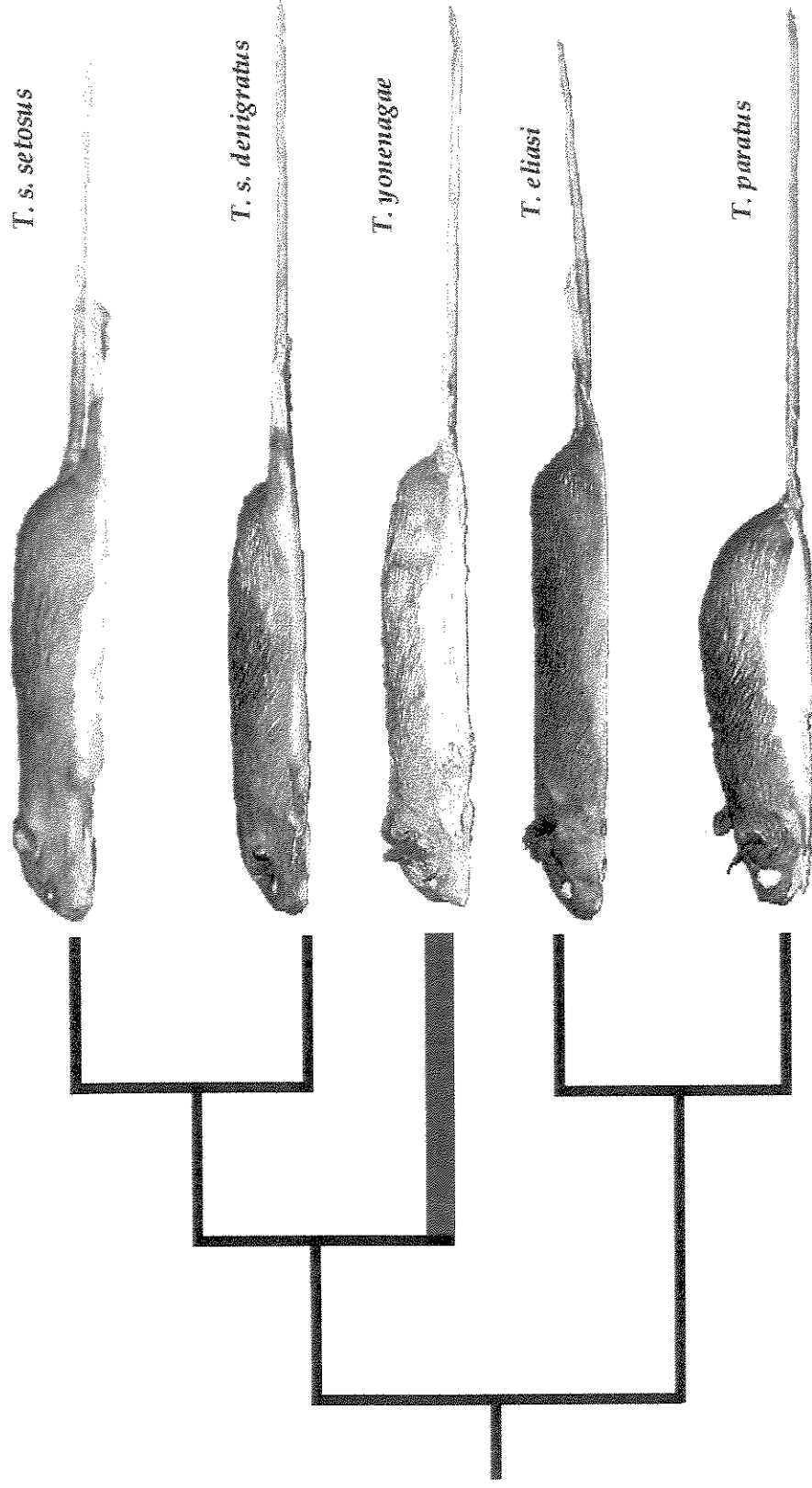


Figura 2. Padrão de coloração de pelagem de cada uma das cinco espécies de *Trinomys*, na linhagem que inclui *T. yonenagae*. A árvore filogenética foi inferida de seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000).

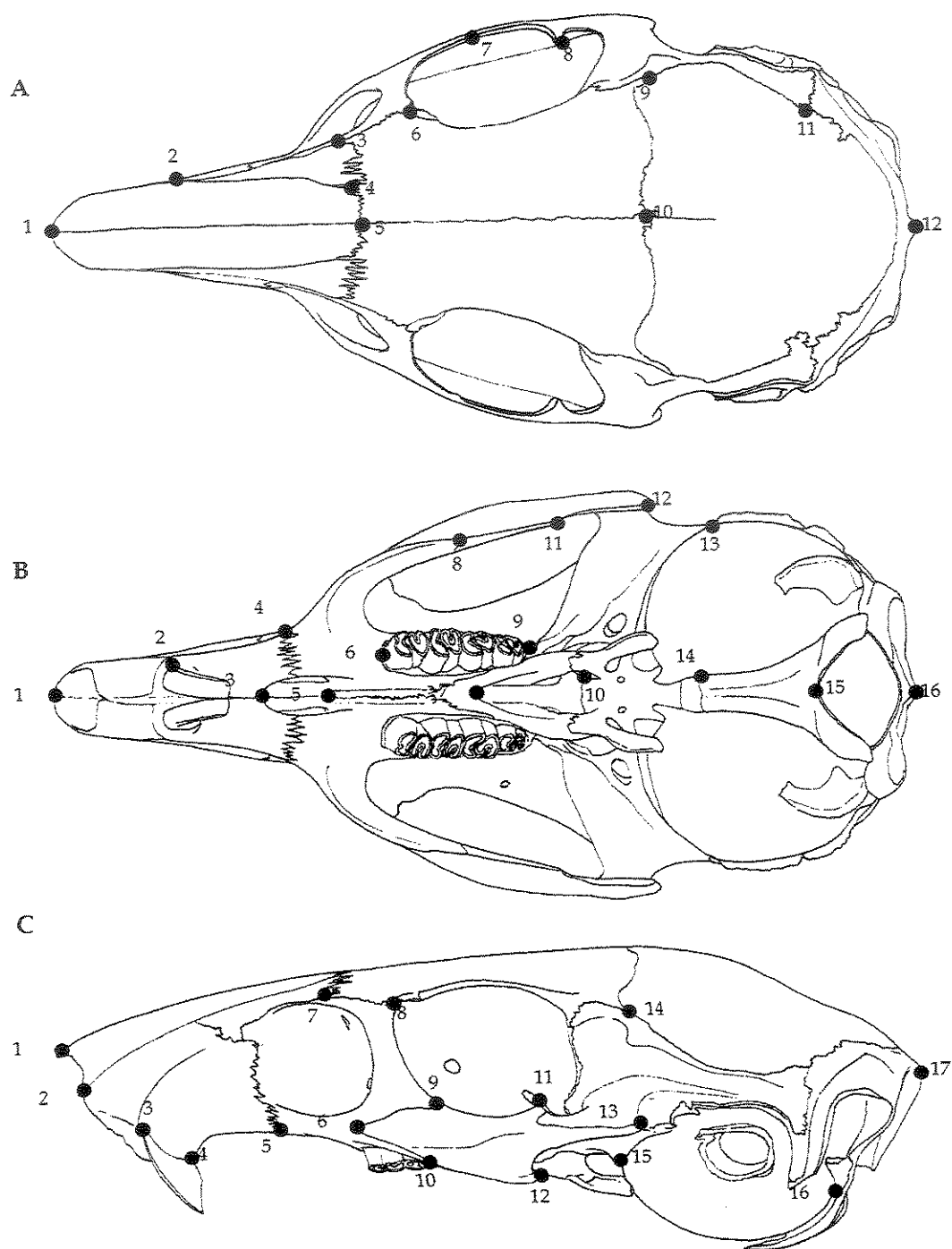


Figura 3. Localização dos marcos anatômicos do crânio nas vistas dorsal (a), ventral (b) e lateral (c).

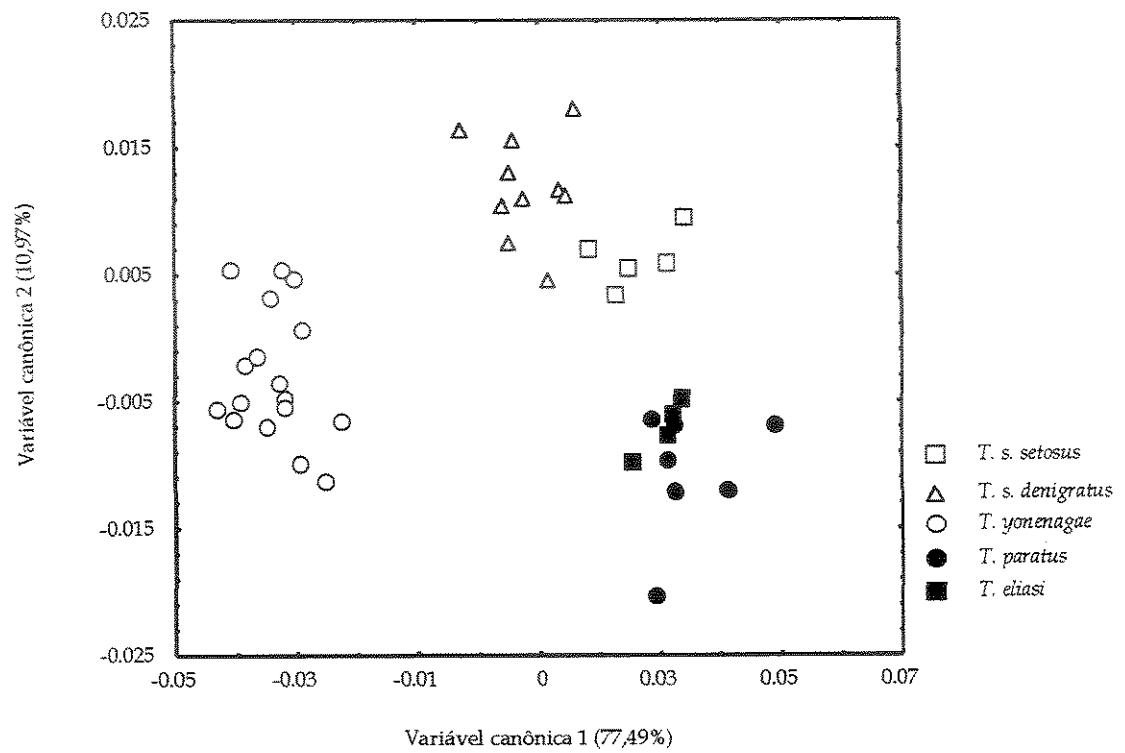


Figura 4. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a perspectiva dorsal do crânio.

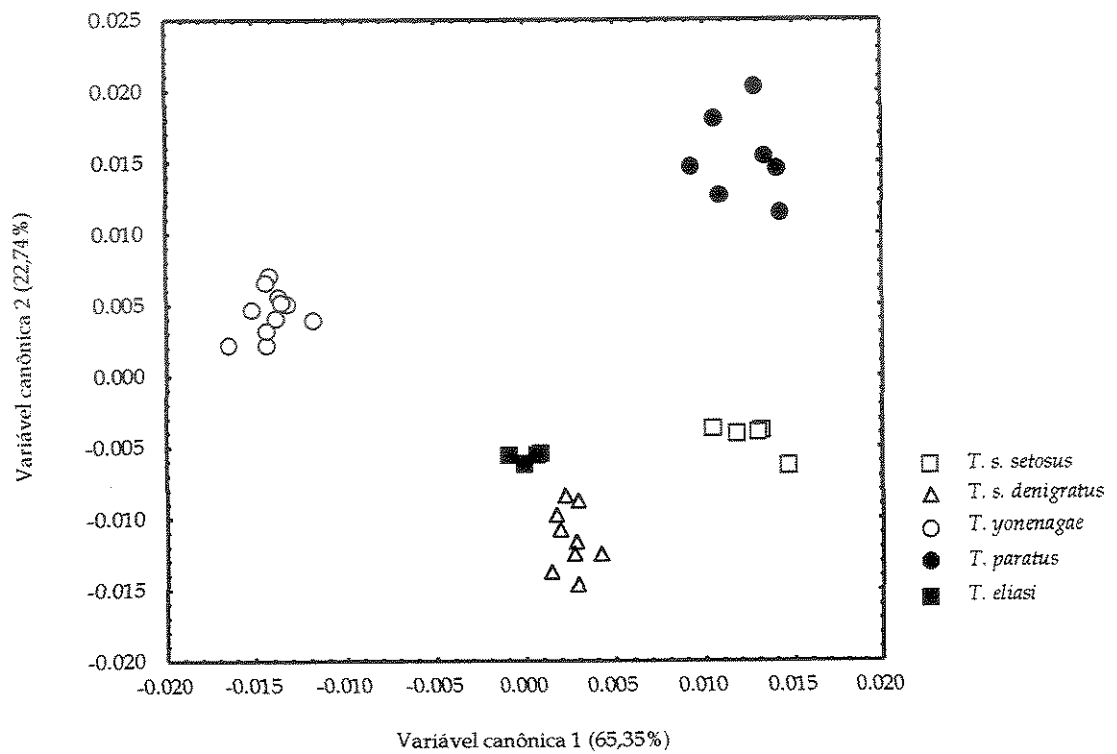


Figura 5. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a perspectiva ventral do crânio.

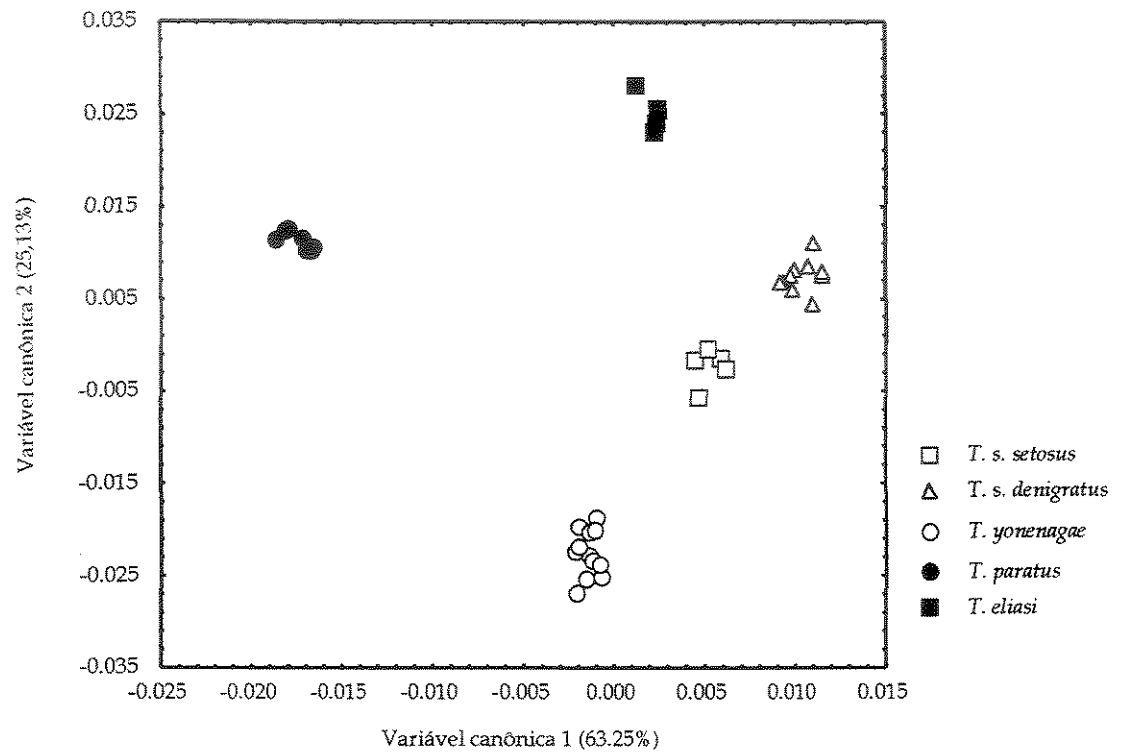


Figura 6. Ordenação dos indivíduos das cinco espécies de *Trinomys* no espaço dos eixos canônicos 1 e 2 baseada na matriz de deformações parciais para a perspectiva lateral do crânio.

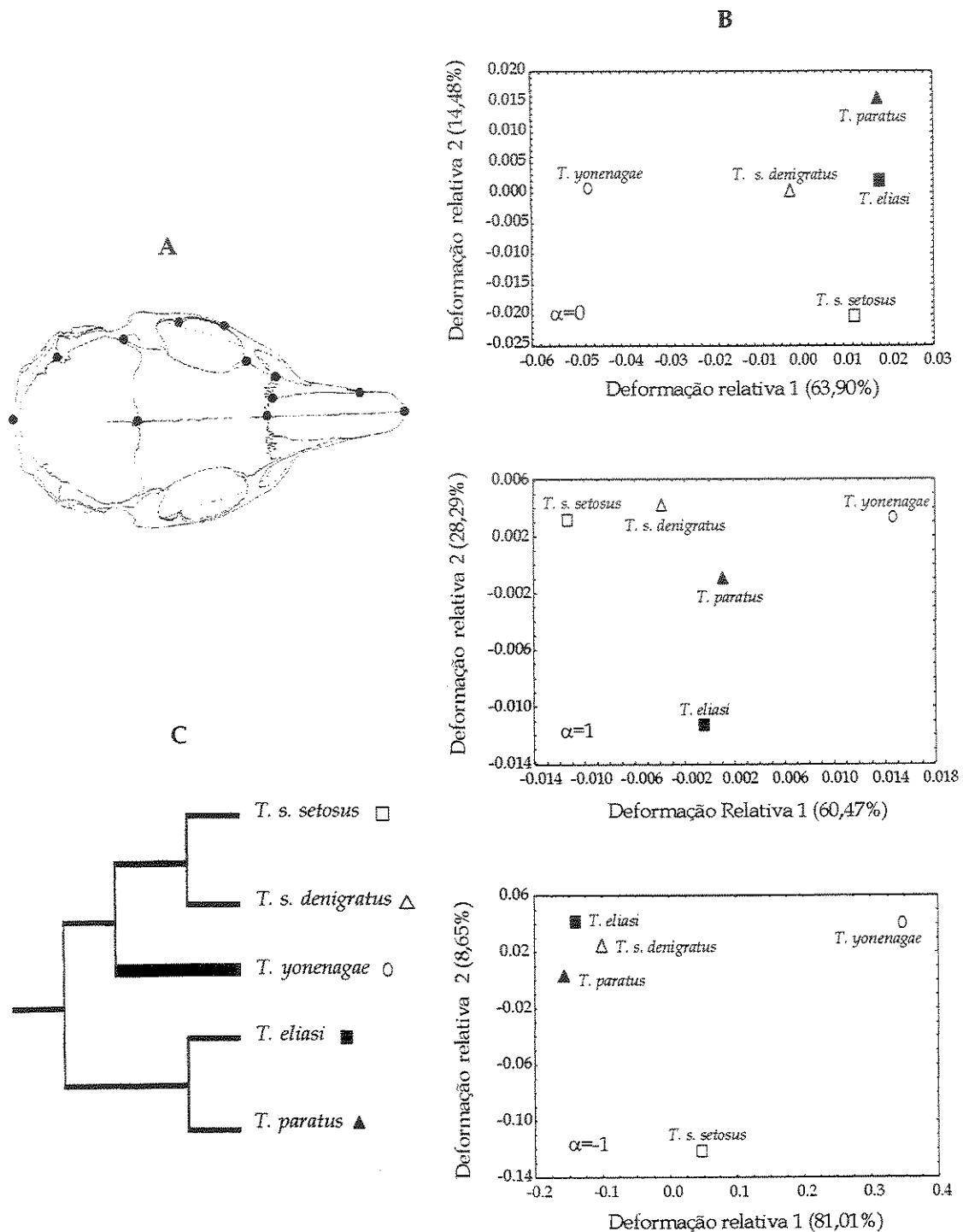


Figura 7. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha=0$, $\alpha=1$ e $\alpha=-1$; B) Localização dos 12 marcos anatômicos da vista dorsal; C) Árvore filogenética inferida através das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000).

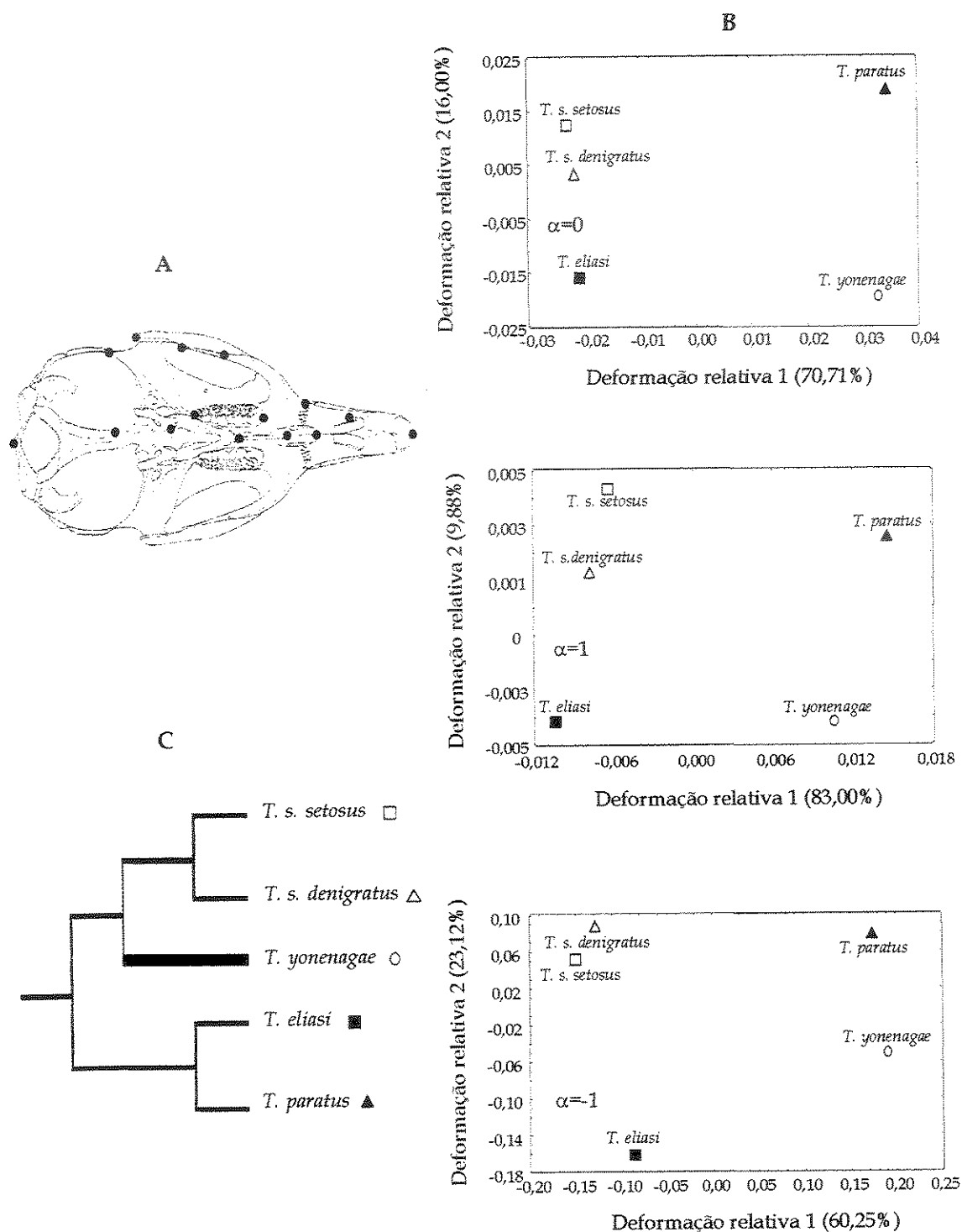


Figura 8. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha=0$, $\alpha=1$ e $\alpha=-1$; B) Localização dos 16 marcos anatômicos da vista ventral; C) Árvore filogenética inferida através das sequências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000).

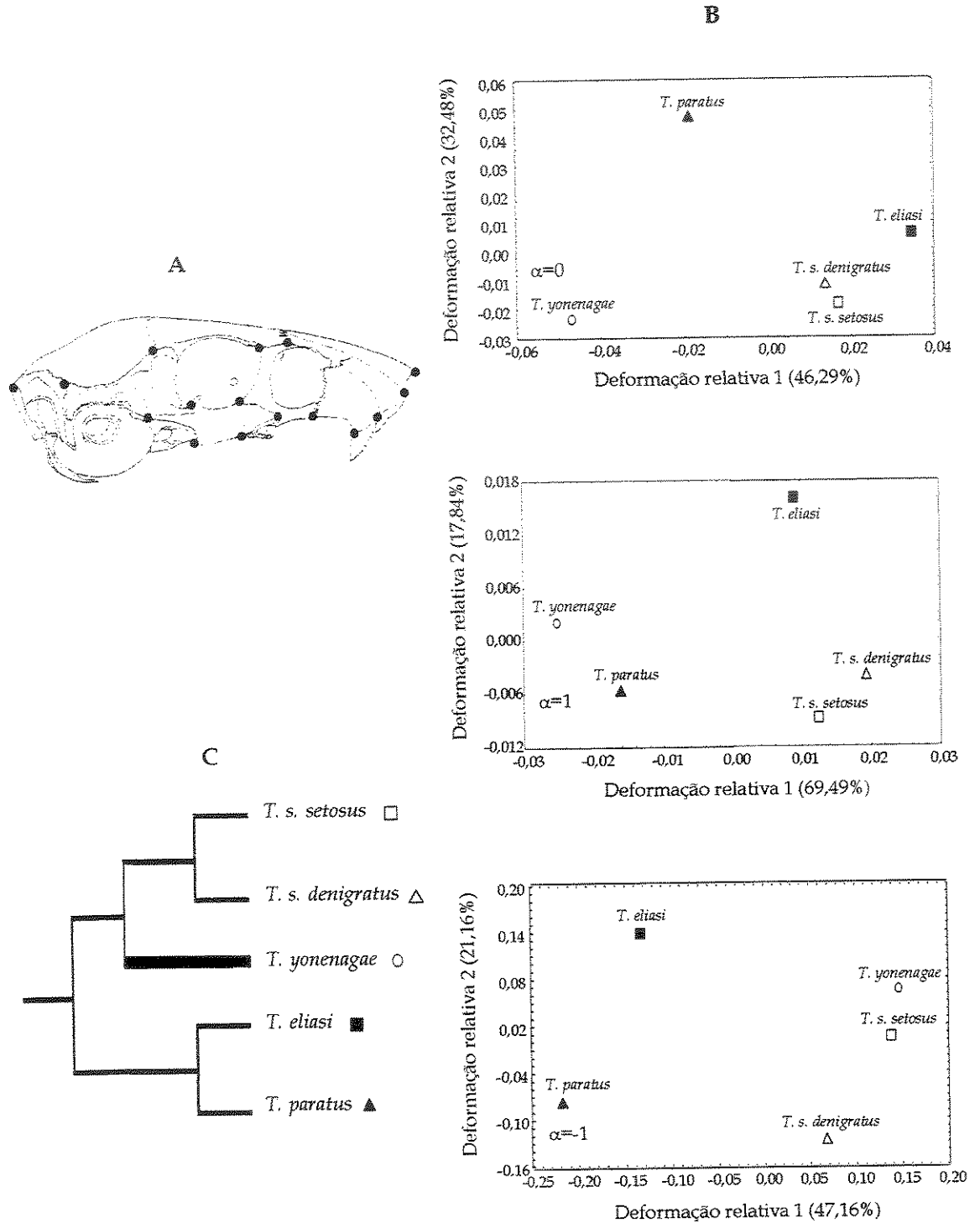


Figura 9. A) Projeção da média das cinco espécies de *Trinomys* nas duas primeiras deformações relativas para $\alpha=0$, $\alpha=1$ e $\alpha=-1$; B) Localização dos 17 marcos anatômicos da vista lateral; C) Árvore filogenética inferida através das seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* (segundo Lara & Patton, 2000).

APÊNDICE

Espécimens analisados neste estudo com os respectivos números de registro do Museu, separados por localidade, por Estado.

Trinomys setosus setosus

Estado de Minas Gerais:

Iuíz de Fora (21°76'S, 43°35'W): MN = 34128, MN = 34129

Passos (20°71'S, 46°60'W): MN = 33736

Rio Casca (20°22'S, 42°65'W): MN = 31448

Localidade desconhecida:

MN = 33734

Trinomys setosus denigratus

Estado da Bahia:

Ilhéus (14°78'S, 39°04'W): MN = 10515, MN = 10516, MN = 10517, MN = 10519, MN = 10523,

MN = 10524, MN = 10525, MN = 10528, MN = 10529, MN = 10997

Trinomys yonenagae

Estado da Bahia:

Ibiraba (10°48'S, 42°50'W): MZUSP = 28884, MZUSP = 28900, MZUSP = 28901,

MZUSP = 28903, MZUSP = 28904, MZUSP = 28911, MZUSP = 28913, MZUSP = 28923,

MZUSP = 28925, MZUSP = 28927, MZUSP = 28929, MZUSP = 28930, MZUSP = 28933,

MZUSP = 28935, MZUSP = 28943, MZUSP = 28944, MZUSP = 28897.

*Trinomys eliasi***Estado do Rio de Janeiro:**

Maricá (22°92'S, 42°82'W): MN = 35884, MN = 42812, MN = 42816, MN26860, MN = 43822

*Trinomys paratus***Estado do Espírito Santo:**

Cariacica (20°26'S, 40°42'W): MBML = 114, MBML = 137, MBML = 65, MBML = 237,

MBML = 236, MBML = 241

Santa Teresa (19°93'S, 40°60'W): MN = 4023