

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ESTUDOS DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA E MODULARIDADE
EM MARSUPIAIS NEOTROPICAIS: UMA COMPARAÇÃO DE
ABORDAGENS DAS MORFOMETRIAS LINEAR E GEOMÉTRICA**

RAFAEL DE ALBUQUERQUE CARVALHO

**RECIFE
2013**

RAFAEL DE ALBUQUERQUE CARVALHO

**ESTUDOS DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA E MODULARIDADE
EM MARSUPIAIS NEOTROPICAIS: UMA COMPARAÇÃO DE
ABORDAGENS DAS MORFOMETRIAS LINEAR E GEOMÉTRICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à
Coordenação do Programa de Pós-Graduação
em Biologia Animal, da Universidade Federal de
Pernambuco, como parte dos requisitos à
obtenção do grau de Mestre em Biologia
Animal.

Orientador: Prof. Dr. Diego Astúa de Moraes

**RECIFE
2013**

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Carvalho, Rafael de Albuquerque

Estudos de integração morfológica e modularidade em marsupiais neotropicais: uma comparação de abordagens das morfometrias linear e geométrica. / Recife: O Autor, 2013.

86 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Diego Astúa de Moraes

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Animal, Recife, 2013.

Inclui referências e anexo

- 1. Didelphis marsupialis 2. Morfologia (animais) 3. Mandíbula I. Moraes, Diego Astúa de (orient.) II. Título**

599.276

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017- 613

RAFAEL DE ALBUQUERQUE CARVALHO

**ESTUDOS DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA E MODULARIDADE EM
MARSUPIAIS NEOTROPICAIS: UMA COMPARAÇÃO DE ABORDAGENS DAS
MORFOMETRIAS LINEAR E GEOMÉTRICA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado à Coordenação do Programa
de Pós-Graduação, da Universidade
Federal de Pernambuco, como parte dos
requisitos à obtenção do grau de Mestre
em Biologia Animal.

Data de Aprovação: 21 / 12 /2013

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. DIEGO ASTÚA DE MORAES (Orientador)
Departamento de Zoologia - UFPE

Prof. Dr. PEDRO CORDEIRO ESTRELA ANDRADE PINTO (1º Titular)
Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB

Prof. Dr. MARTÍN ALEJANDRO MONTES (2º Titular)
Departamento de Biologia – UFRPE

Prof. Dr. ALEXANDRE RAMLO TORRE PALMA (3º Titular)
Departamento de Sistemática e Ecologia - UFPB

Prof. Dr. PAULO JORGE PARREIRA DOS SANTOS (Suplente)
Departamento de Zoologia – UFPE

Dr. PAULO HENRIQUE ASFORA (Suplente)
Departamento de Zoologia – UFPE

RECIFE
2013

À Ciência.

AGRADECIMENTOS

Gostaria muito e sinceramente de agradecer:

Ao meu orientador, Diego;

Aos meus colegas do Laboratório de Mastozoologia;

A Paulinha, pela ajuda direta na confecção do presente manuscrito;

A Harley, por gentilmente me ensinar algumas questões metodológicas;

Ao PPGBA;

Às instituições financeiras que contribuem para o desenvolvimento da ciência em Pernambuco e no Brasil: FACEPE e CNPQ. Também a FAPESP e a American Society of Mammalogists;

Aos meus amigos;

À minha família.

**“In nature we never see anything isolated,
but everything in connection with something else
which is before it, beside it, under it and over it”**

Johann Wolfgang Von Goethe

**“Médico bom era o de antigamente, que sabia de tudo.
Hoje em dia, eles estão especializados na unha do pé...
Como? Se o corpo humano é todo interligado”**

Ana Claudia Carvalho

RESUMO

O estudo da integração morfológica, isto é, do relacionamento entre caracteres morfológicos, é relativamente recente. Desde a década de 50, estudos neste campo floresceram, envolvendo os campos da morfometria tradicional e, mais recentemente, a morfometria geométrica. Muitos dos trabalhos realizados com ferramentas da morfometria geométrica são heurísticos, visando o desenvolvimento de métodos analíticos, utilizando quase sempre asas de insetos ou mandíbula de roedores. Os estudos com morfometria linear têm se tornado mais exploratórios, se preocupando em comparar padrões de integração entre grupos taxonômicos, bem como verificar a existência de módulos (grupo de caracteres fortemente relacionados) hipotéticos. O resultado de cerca de 60 anos de estudos nesta área é uma gama de ferramentas e conceitos distintos, desenvolvidos por diversos autores, que não têm sido utilizados em conjunto em um mesmo estudo. No presente estudo, padrões de integração morfológica e modularidade em marsupiais didelfídeos foram investigados por meio de ferramentas da morfometria linear e geométrica, ao passo que as diferentes metodologias utilizadas foram comparadas. Para tanto, foram analisados 937 espécimes de crânio e 1040 de mandíbula de 13 espécies do grupo através de fotos. Os dados consistiram de medidas lineares com e sem efeito da variação de tamanho e coordenadas geométricas, sendo analisados separadamente. A partir destes dados, matrizes de correlação e matrizes de covariância foram extraídas, para cada espécie, e foram submetidas às análises de comparação de padrões (correlação de matrizes e correlação de vetores), magnitude geral de integração (coeficiente de correlação quadrado médio) e testes confirmatórios de modularidade. Testes confirmatórios de modularidade com base nas matrizes empíricas foram efetuados através da comparação com matrizes teóricas e cálculo do coeficiente RV. Todos os métodos concordaram que os padrões de integração são altamente similares entre os didelfídeos, mas os resultados da morfometria linear sem efeito do tamanho e geométrica foram mais similares, tanto para crânio quanto para mandíbula. Nas análises confirmatórias de modularidade, resultados semelhantes foram novamente obtidos entre as morfometrias geométrica e linear sem efeito do tamanho, principalmente para o crânio. A evidência de modularidade é maior quando se retira o efeito do tamanho e componente alométrico, principalmente para o crânio. No entanto, mais uma vez, morfometria linear e morfometria geométrica produziram resultados mais similares. Estes resultados sugerem que padrões de integração e modularidade podem ser analisados por qualquer uma das ferramentas morfométricas (linear ou geométrica), porém é necessário levar em consideração o efeito alométrico e o fato de que os valores obtidos podem ser arbitrários dentro de certos limites, apesar de, no geral, apresentarem evidências de modularidade. Além disso, conclui-se que a evolução dos padrões de integração e modularidade na mandíbula e principalmente do crânio dos didelfídeos é fortemente dirigida pela mudança na magnitude geral de integração e efeito alométrico.

Palavras-chave: Integração morfológica. Morfometria. Evolução morfológica. Didelfídeos.

ABSTRACT

The study of morphological integration, that is, the relationship between morphological traits, is fairly recent. Since the 50s, studies in this field flourished, encompassing the traditional (linear) morphometrics and, even more recently, the geometric morphometrics. Most works done through the geometric morphometric tools are heuristic, seeking the development of analytical methods, by mostly using either insect wings or rodents mandible. The studies with linear morphometrics, that are older, have become more exploratory, concerning about to compare patterns of morphological integration between taxonomic groups, as well as examine the existence of hypothetical modules (groups of tightly related traits). The result of nearly 60 years of research in this field is a range of distinct tools and concepts, developed by several authors, that has not been used together in the same study. Here, the patterns of morphological integration and modularity in didelphid marsupials were investigated by means of tools from linear and geometric morphometrics, whereas the different used methodologies were compared. For this, through photos, 937 skull and 1040 mandible specimens from 13 species of that group were analysed. The data consisted of linear measures, with and without the size variation effects, and geometric coordinates, each individually analyzed. From these data, correlation matrices and covariance matrices were extracted, for each specie, and were submitted to the analysis of patterns comparison (matrices correlation and vectors correlation) and confirmatory analysis of modularity. Confirmatory analysis upon the empirical matrices were performed through comparison with theoretical matrices and coefficient RV calculation. All of the comparison methods agree among themselves that the patterns of integration are highly similar between the didelphids, but the results from linear morphometrics without size effects and geometric morphometrics were even more similar, for both skull and mandible. The evidence of modularity is larger when the size effects are removed and the allometric component, mainly for skull. However, one more time, linear morphometrics and geometric morphometrics yielded more similar results. These findings together suggest that the patterns of integration and modularity can be analyzed by any morphometrics tools (linear or geometrics), but it is necessary to take into account the size and allometric effects. Also, one must consider the fact that the values obtained might be arbitrary within certain limits, despite they yielded evidences of modularity. Furthermore, one might conclude that the evolution of patterns of integration and modularity in the mandible and especially in the skull, for didelphids marsupials, is tightly driven by the shifts in the overall magnitude of integration and allometric effects.

Keywords: Morphological integration. Morphometrics. Morphological integration. Didelphids.

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1 – Filogenia sugerida por Voss e Jansa (2009).	20
Figura 2.2 – Ilustração do crânio de <i>Metachirus nudicaudatus</i> com conjunto de marcos anatômicos, medidas de distâncias e respectivos módulos	25
Figura 2.3 – Ilustração da mandíbula de <i>Metachirus nudicaudatus</i> com conjunto de marcos anatômicos, medidas de distâncias e respectivos módulos	25
Figura 2.4 – Ilustração esquemática do método dos vetores aleatórios.	31

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 – Espécies analisadas com os respectivos tamanhos amostrais para cada estrutura ...	21
Tabela 2.2 – Descrição dos marcos anatômicos digitalizados sobre as fotos das vistas dorsal, ventral e lateral do crânio, medial e lateral da mandíbula.....	23
Tabela 2.3 – Exemplo do efeito do sexo nas correlações entre caracteres.....	29
Tabela 2.4 – Distâncias (caracteres) entre marcos, de crânio e mandíbula, com respectivos módulos hipotéticos aos quais pertencem.....	37
Tabela 2.5 – Marcos anatômicos e respectivos módulos hipotéticos aos quais pertencem.....	37
Tabela 3.1 – Resumo dos parâmetros (médias e desvios-padrão) das comparações de matrizes, para o crânio	38
Tabela 3.2 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares com efeito do tamanho, para o crânio.....	41
Tabela 3.3 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares com efeito do tamanho, para o crânio.....	42
Tabela 3.4 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares sem efeito do tamanho, para o crânio.....	43
Tabela 3.5 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares sem efeito do tamanho, para o crânio.....	44
Tabela 3.6 – Similaridades entre matrizes de covariância das coordenadas alinhadas, para o crânio	45
Tabela 3.7 – Resumo dos parâmetros (médias e desvios-padrão) das comparações de matrizes, para a mandíbula.	46
Tabela 3.8 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares com efeito do tamanho, para a mandíbula.....	49
Tabela 3.9 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares com efeito do Tamanho, para a mandíbula.	50
Tabela 3.10 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares sem efeito do Tamanho, para a mandíbula.	51

Tabela 3.11 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares sem efeito do tamanho, para a mandíbula.....	52
Tabela 3.12 – Similaridades entre matrizes de covariância das coordenadas alinhadas, para a mandíbula.....	53
Tabela 3.13 – Resultados das avaliações das hipóteses de modularidade do crânio para todas as métricas (MLCT, MLST e MG).....	57
Tabela 3.14 – Correlações entre valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente rv obtidos para as três métricas (MLCT, MLST e MG), para o crânio.....	58
Tabela 3.15 – Resultados das avaliações das hipóteses de modularidade da mandíbula para todas as métricas (MLCT, MLST e MG)	62
Tabela 3.16 – Correlações entre valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente rv obtidos para as três métricas (MLCT, MLST e MG), para a mandíbula.....	63

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	MATERIAIS E MÉTODOS	19
2.1	AMOSTRAGEM	19
2.2	CARACTERES: COORDENADAS GEOMÉTRICAS E MEDIDAS DE DISTÂNCIAS	21
2.2.1	Morfometria Linear	22
2.2.2	Morfometria geométrica e Sobreposição de Procrustes	26
2.3	QUANTIFICANDO INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA: MATRIZES DE CORRELAÇÃO E COVARIÂNCIA	27
2.4	COMPARANDO OS PADRÕES DE INTEGRAÇÃO	28
2.4.1	Comparando matrizes de correlação	28
2.4.2	Comparando matrizes de covariância	30
2.4.3	Repetibilidade das matrizes	32
2.5	ANÁLISES CONFIRMATÓRIAS: TESTANDO MÓDULOS HIPOTÉTICOS	33
2.5.1	Comparação com matrizes de conectividade teóricas	34
2.5.2	Coefficiente RV	35
2.6	MEDIDAS DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA GERAL	36
3	RESULTADOS	38
3.1	COMPARAÇÕES DOS PADRÕES DE INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA	38
3.1.1	Crânio	38
3.1.1.1	Morfometria linear com variação do tamanho	39
3.1.1.2	Morfometria linear sem variação do tamanho	39
3.1.1.3	Morfometria geométrica	39
3.1.1.4	Comparação entre as morfometrias	40
3.1.2	Mandíbula	46
3.1.2.1	Morfometria linear com variação do tamanho	46
3.1.2.2	Morfometria linear sem variação do tamanho	47
3.1.2.3	Morfometria geométrica	47
3.1.2.4	Comparação entre as metodologias	47
3.2	INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA GERAL E TESTES CONFIRMATÓRIOS DE MODULARIDADE	48
3.2.1	Crânio	48
3.2.1.1	Morfometria linear com variação do tamanho	48
3.2.1.2	Morfometria linear sem variação do tamanho	49
3.2.1.3	Morfometria Geométrica	55
3.2.1.4	Comparação dos resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica	55
3.2.2	Mandíbula	56
3.2.2.1	Morfometria linear com variação do tamanho	56

3.2.2.2	Morfometria linear sem variação do tamanho.....	59
3.2.2.3	Morfometria Geométrica	61
3.2.2.4	Comparação dos resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica	61
4	DISCUSSÃO.....	64
4.1	Comparação dos padrões de integração morfológica.....	65
4.2	Teste de hipóteses de modularidade.....	67
4.3	Integração morfológica e modularidade em marsupiais didelfídeos.....	70
	REFERÊNCIAS.....	74
	ANEXO	80

1. INTRODUÇÃO

Interessados em como a correlação entre caracteres morfológicos pode influenciar a evolução dos organismos, Olson e Miller (1951, 1958) realizaram uma série de estudos nos quais eles procuraram quantificar as relações entre caracteres, e compará-las a hipóteses de relacionamento biológico (*i.e.*, função e desenvolvimento) e, então, com filogenia. Em 1958, Olson e Miller publicaram o livro *Morphological integration*, onde reuniram todos os seus achados, somados a um amplo arcabouço metodológico. Muito embora a integridade dos métodos desenvolvidos por Olson e Miller se tornou obsoleta, os conceitos que desenvolveram permanecem relevantes atualmente (Chernoff & Margwene, 1999).

Entre as principais ideias defendidas por Olson e Miller estava a de que o relacionamento entre os caracteres, causados pelo compartilhamento de função e vias de desenvolvimento, os conduziriam a evoluir de maneira coordenada. Atualmente, apesar de permanecerem relevantes, estes conceitos se desviaram por novos terrenos, sendo capturados principalmente pela genética quantitativa (Cheverud, 1982; Cheverud, 1995). Neste contexto, em uma série de estudos, Cheverud (1982, 1995, 1996) lançou os princípios básicos da relação entre integração fenotípica e a arquitetura genética (*i.e.*, integração genética).

O modelo de Cheverud (1996) demonstra que caracteres que compartilham funções ou vias de desenvolvimento, contribuem de forma coordenada, enquanto variam, para o valor adaptativo, o que corresponde a um padrão de seleção estabilizadora. Tal padrão de seleção pode, assim, conduzir caracteres a serem geneticamente integrados, uma vez que genes que atuam em caracteres relacionados por desenvolvimento e função (*i.e.*, efeito pleiotrópico) tendem a ser selecionados. Este processo eventualmente produz o nível genético de integração. Assim, caracteres passam a covariar na população como um todo e, então, passam ser herdados em conjunto, respondendo à seleção direcional de forma coordenada. Desta forma, a integração genética, introduzida pela genética quantitativa, serve como ponte entre integração no nível de indivíduo e integração evolutiva (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2008).

A abordagem inicial de Olson e Miller e os estudos que o sucederam, incluindo no campo da genética quantitativa, utilizaram, em geral, medidas lineares como caracteres morfológicos nas análises de correlação e covariância. De fato, a morfometria linear permaneceu sendo, durante as primeiras décadas, a principal forma de se representar os caracteres de interesse. Enquanto isso, a morfometria geométrica, que estava em pleno desenvolvimento, apresentava-se como um campo

mais controverso, com diversas linhas de pesquisa divergindo em suas metodologias utilizadas (Zelditch *et al.*, 2004).

O princípio básico da morfometria geométrica é a extração da informação da forma geométrica de um sistema biológico (estrutura ou organismo). Dentro desta corrente metodológica, a forma pode ser tratada, matematicamente, como toda variação que resta, do total de variação, após a retirada da variação relacionada ao tamanho isométrico, posição e orientação (Zelditch *et al.*, 2004). Na morfometria geométrica, a captura da informação morfológica é feita, em geral, através da aplicação de pontos de referência, ou marcos anatômicos, cada qual com suas coordenadas geométricas em um plano cartesiano (no caso de objetos bidimensionais) ou em um hiperplano (no caso de objetos tridimensionais), representando o objeto de interesse. Assim, as coordenadas geométricas de uma configuração de marcos carregam informação da posição de cada um relativo aos outros. Um conjunto de medidas lineares não carrega tal informação, sendo menos eficaz em representar a forma de um objeto do que as coordenadas geométricas (Zelditch *et al.*, 2004). É neste ponto que reside a principal diferença entre as duas morfometrias e que pode ser crucial em um estudo de integração morfológica e modularidade.

Estudos de integração morfológica e modularidade através da morfometria geométrica são mais recentes do que os baseados em morfometria linear e geralmente mais heurísticos, no geral (Klingenberg, 2008), preocupando-se, em sua maioria, em testar ferramentas analíticas para identificar módulos. Muitos dos estudos pioneiros neste campo utilizaram asas de insetos (Klingenberg e Zaklan, 2000; Klingenberg *et al.*, 2001a; Klingenberg *et al.*, 2004; klingenberg, 2009), bem como mandíbula de roedores (Klingenberg e Leamy, 2001; Klingenberg *et al.*, 2001b; Leamy *et al.*, 2002; Klingenberg *et al.*, 2003; Klingenberg *et al.*, 2004b; Klingenberg, 2009; Zelditch *et al.*, 2009). Por outro lado, as linhas de pesquisas que têm incluído morfometria linear estão mais avançadas em comparar padrões de integração através de vários grupos taxonômicos e modularidade entre grupos e, em alguns casos, relacioná-los a causas genéticas (Atchley *et al.*, 1982; Cheverud *et al.*, 1991; Atchley, 1993; Cheverud *et al.*, 1997; Cheverud, 2004; Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). No entanto, há também a aplicação das ferramentas morfométricas para comparar padrões de integração e modularidade em vários grupos taxonômicos (Goswami, 2006) ou relacioná-los com causas genéticas (Klingenberg, *et al.*, 2004b; Porto *et al.*, 2009).

Integração morfológica e modularidade têm sido investigadas, na grande maioria dos casos, em mamíferos (Klingenberg, 2008). Os estudos que compararam padrões de integração entre grupos de mamíferos têm mostrado que eles permaneceram bastante similares durante o processo evolutivo,

a despeito do alto grau de variação morfológica que há no grupo (Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), mesmo considerando linhagens que divergiram há muito tempo como a dos marsupiais e a dos placentários (Porto *et al.*, 2009). Por outro lado, as magnitudes de integração têm se mostrado mais plásticas evolutivamente (Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), fato que se traduz em diferentes potenciais evolutivos (*i.e.*, diferentes evolvabilidades). Por exemplo, apesar de os padrões de integração morfológica não serem tão distintos entre marsupiais didelfídeos e primatas, estes grupos apresentam uma alta e uma baixa magnitude de integração geral, respectivamente. Como consequência as populações de didelfídeos variam mais no tamanho e tendem a responder às pressões seletivas principalmente na direção da variação de tamanho, ou linha de menor resistência evolutiva. Por outro lado, os primatas, que variam menos no tamanho, devem responder à seleção com maior flexibilidade, explorando mais facilmente outras direções no espaço fenotípico (Marroig *et al.*, 2009). Os principais métodos de análises para a comparação dos padrões, utilizados atualmente, são a correlação de matrizes, que compara matrizes de correlação através da correlação de Pearson, e o método dos vetores aleatórios, que compara matrizes de covariância por comparação de suas respostas a vetores gerados aleatoriamente (Marroig & Cheverud, 2001; Cheverud & Marroig, 2007; Porto *et al.* 2009. Goswami & Polly, 2010).

Os estudos que investigaram padrões modulares foram, em sua maioria, realizados com mandíbulas de roedores (Mezey *et al.*, 2000; Klingenberg *et al.*, 2001b; Leamy *et al.*, 2002; Klingenberg *et al.*, 2003; Klingenberg *et al.*, 2004b; Klingenberg, 2009; Cheverud *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2008). No geral, estes estudos são uma forma mais moderna do esforço de Olson e Miller (1958) em comparar grupos de correlação estatística com os grupos de relacionamento biológico teóricos. Na maioria dos casos, dois módulos têm sido identificados: um que engloba os caracteres do ramo horizontal (ou região alveolar) e outro que engloba os caracteres do ramo ascendente (ou região dos processos). No entanto, a intensidade com que este padrão tem se mostrado varia de acordo com as espécies estudadas, o que mostra que a modularização da mandíbula não é uma lei de “tudo-ou-nada” e sim é esperado, a uma certa intensidade, correlações entre caracteres de módulos diferentes (Klingenberg, 2010). Para este tipo de análises, métodos confirmatórios, ou seja, os que procuram confirmar hipóteses de modularidade, têm sido desenvolvidos tanto para estudos que utilizaram morfometria linear, como para os que utilizaram morfometria geométrica (Goswami & Polly, 2010). No primeiro caso, o método mais utilizado atualmente é a comparação de matrizes de correlação empíricas com matrizes de conectividade teórica (Marroig & Cheverud, 2004; Porto *et al.*, 2009;

Shirai & Marroig, 2010) , o qual testa a hipótese de que caracteres que hipoteticamente compartilham vias de desenvolvimento ou função (*i.e.*, pertencentes ao mesmo módulo) apresentem correlações mais fortes que caracteres não relacionados. Com morfometria geométrica, muitos autores têm investigado padrões modulares através do cálculo da covariância entre grupos de caracteres definidos *a priori*, tradicionalmente com o método dos mínimos quadrados parciais (Rohlf & Corti, 2000; Klingenberg *et al.*, 2001b), que atualmente tem sido substituído pelo coeficiente RV (Klingenberg, 2009; Goswami & Polly, 2010; Jójic *et al.*, 2012).

Recentemente, tem surgido o interesse na comparação dos diferentes métodos usados no estudo da integração morfológica. Neste contexto, Goswami e Polly (2012) compararam ferramentas da morfometria linear e da morfometria geométrica para investigar padrões de integração e modularidade no crânio do macaco-japonês. Estes autores compararam padrões e avaliaram modularidade, inclusive, através de métodos confirmatórios. Para os métodos confirmatórios, Goswami & Polly (2010) utilizaram as correlações com matrizes teóricas (Cheverud, 1995; Porto *et al.*, 2009) e o coeficiente RV (Klingenberg, 2009), para dados de morfometria linear e geométrica, respectivamente, e mostraram que ambas as análises confirmaram os modelos de modularidade testados, no nível de variação entre indivíduos. No entanto, Jójic e colaboradores (2012) assumiram que, no contexto da comparação entre metodologias, faltava informação sobre a variação assimétrica (assimetria flutuante) e o efeito da variação do tamanho na forma (alometria). Assim, estes autores testaram módulos hipotéticos na mandíbula de uma espécie de roedor, considerando estes fatores, e encontraram fortes evidências para a similaridade entre as duas morfometrias, que mostraram que os módulos são mais evidentes para o componente assimétrico do que individual da variação e que a alometria não obscurece os módulos hipotéticos investigados.

Não obstante Goswami e Polly (2010) e Jójic e colaboradores (2012) obtiveram êxito em mostrar similaridades entre as morfometrias linear e geométrica na análise de integração morfológica e modularidade, ambos os estudos incluíram apenas uma espécie em suas análises. A comparação dos resultados entre mais de uma espécie pode fornecer a informação do quanto as duas morfometrias dão resultados similares, já que os padrões de integração e modularidade podem mudar através delas (Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), assim como os fatores que os influenciam, especialmente a alometria.

No caso particular da variação alométrica, comparar os resultados das morfometrias linear e geométrica entre grupos, pode ser de fundamental importância. As coordenadas geométricas carregam a informação de forma de maneira mais completa que as medidas lineares (Zelditch *et al.*,

2004). Ainda, a influência do tamanho na forma muda entre as populações, algumas podendo, em teoria, nem possuir variação alométrica. Assim, ao se considerar a variação do tamanho e seu efeito alométrico, nos padrões de integração morfológica e modularidade, as morfometrias podem fornecer resultados similares para algumas espécies e diferentes para outras, à medida que os padrões alométricos mudam entre grupos.

O efeito da variação de tamanho de um organismo (ou estrutura) afeta, de forma geral, toda a sua forma, isto é, todas as suas partes, produzindo integração global entre elas, inclusive ente módulos. Esse efeito pode eventualmente cobrir uma possível estruturação modular (Klingenberg, 2009). É neste ponto que reside a importância de se considerar a alometria em estudos de integração morfológica e modularidade.

A influência da alometria deve ser mais clara em grupos que apresentam uma ampla variação de tamanho do que em grupos como os primatas, que, em geral, apresentam uma menor variação de tamanho e magnitude de integração (Marroig & Cheverud, 2004; Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). Assim, retirada do efeito tamanho nos primatas resulta em pouca mudança no padrão modular evidenciado. No geral, os membros de um grupo apresentam padrões semelhantes com e sem a variação do tamanho (controlada matematicamente; Shirai & Marroig, 2010).

O crânio e a mandíbula de marsupiais didelfídeos são estruturas apropriadas para se comparar morfometria linear e geométrica, no estudo da integração morfológica e modularidade, considerando a alometria. No geral, os didelfídeos apresentam uma grande variação de tamanho e elevadas magnitudes de integração geral e, como consequência, os módulos devem ser pouco evidenciados, como tem sido observado para o crânio (Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). Com o controle para o efeito alométrico, Shirai & Marroig (2010) mostraram que os módulos nos didelfídeos, em geral, se tornam mais evidentes, mas não com a mesma intensidade para todos os grupos. Por tanto, o efeito alométrico pode ser claramente avaliado neste grupo, facilitando a comparação das análises de morfometria linear e geométrica bem no estudo de integração morfológica e modularidade.

Considerando as características apresentadas dos didelfídeos, o presente estudo consistiu de uma investigação dos padrões de integração morfológica e da estrutura modular de crânio e mandíbula em espécies de marsupiais didelfídeos. Os caracteres morfológicos utilizados foram representados tanto por medidas lineares quanto por coordenadas geométricas. Assim, foi possível comparar morfometria linear e morfometria geométrica, bem como análises distintas de integração e

modularidade, verificando se fornecem resultados diferentes. O uso das diferentes metodologias pode contribuir para uma melhor avaliação das propriedades evolutivas dos didelfídeos, no que concerne à integração morfológica e modularidade.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Amostragem

No presente estudo, foram incluídas 13 espécies pertencentes a 13 gêneros da família Didelphidae. Estas espécies fornecem uma ampla representação taxonômica do grupo, seguindo a atual classificação proposta por Voss & Jansa (2009; a filogenia do grupo está apresentada na figura 2.1). Assim, foram amostrados representantes da subfamília Caluromyinae (*Caluromys derbianus*) e da subfamília Didelphinae: tribo Marmosini (*Marmosa murina*, *Marmosa (Micoureus) regina*, *Monodelphis domestica* e *Tlacuatzin canescens*) tribo Metachirini (*Metachirus nudicaudatus*), tribo Didelphini (*Chironectes minimus*, *Didelphis albiventris*, *Lutreolina crassicaudata* e *Philander opossum*) e tribo Thylamyini (*Gracilinanus agilis*, *Marmosops noctivagus*, *Thylamys pallidior*). Representantes dos demais gêneros (*Caluromysiops*, *Chacodelphys*, *Cryptonanus*, *Glironia*, *Hyladelphys* e *Lestodelphys*) não foram utilizados aqui, porque não existem amostras suficientes destes gêneros que permitissem estudos de correlação e covariação entre caracteres. Todas as 13 espécies foram utilizadas nas análises de crânio e mandíbula.

Somando todas as estruturas analisadas, foi analisado um total de 1977 espécimes (ver Tabela 2.1 para lista de espécies com respectivos tamanhos amostrais para cada estrutura) por meio de fotos das vistas dorsal, ventral e lateral do crânio e medial e lateral da mandíbula tiradas durante o doutoramento de Diego Astúa (2004), pelo mesmo. Apenas espécimes adultos foram incluídos no estudo, isto é, aqueles que possuíssem os quatro molares totalmente eclodidos e que já tivessem o terceiro premolar decíduo trocado (Tribe, 1990).

Os espécimes aqui analisados se encontram depositados nas seguintes instituições: American Museum of Natural History (AMNH, Nova York), The Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), Museum of Natural History, University of Kansas (KU, Lawrence), Louisiana State University, Museum of Natural Science (LSUMZ, Baton Rouge), Museu Nacional, Universidade do Rio de Janeiro (MN, Rio de Janeiro), Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico (MSB, Albuquerque), Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM, Lima), Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley (MVZ, Berkeley), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo), Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma (OMNH, Norman), Coleção do departamento de Zoologia, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG, Belo Horizonte), United States National Museum of Natural History (USNM, Washington), University of Wisconsin

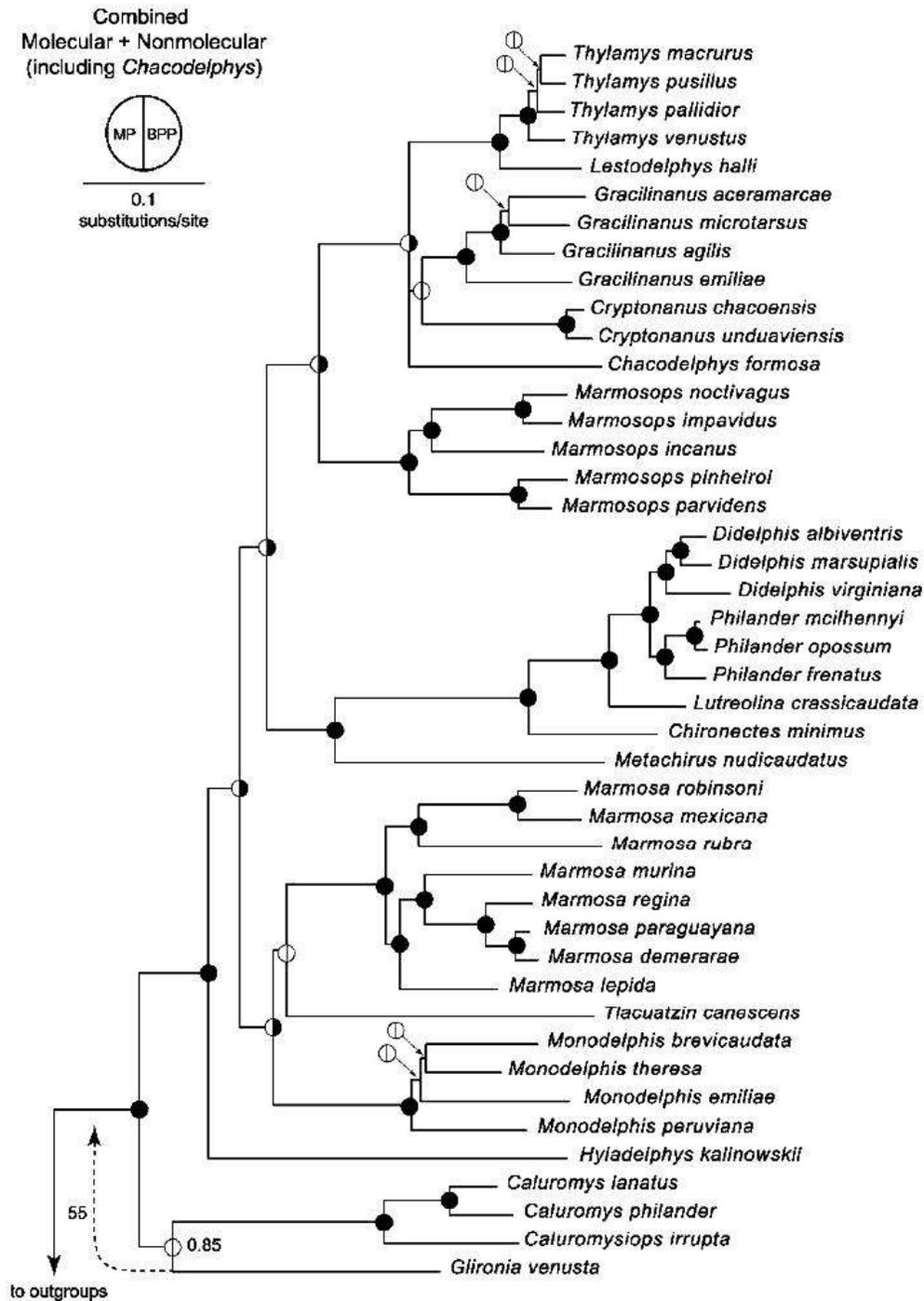


Figura 2.1. – Filogenia sugerida por Voss e Jansa (2009).

Tabela 2.1 – Espécies analisadas com os respectivos tamanhos amostrais para cada estrutura.

Espécie	Crânio	Mandíbula
<i>Caluromys derbianus</i>	198	206
<i>Chironectes minimus</i>	80	89
<i>Didelphis albiventris</i>	55	59
<i>Gracilinanus agilis</i>	64	69
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	61	59
<i>Marmosa murina</i>	63	68
<i>Marmosops noctivagus</i>	74	84
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	44	60
<i>Micoureus (Marmosa) regina</i>	74	82
<i>Monodelphis domestica</i>	62	77
<i>Philander opossum</i>	47	60
<i>Thylamys pallidior</i>	63	73
<i>Tlacuatzin canescens</i>	52	54
Total	937	1040

Zological Museum (UWZM, Madison).

2.2. Caracteres: coordenadas geométricas e medidas de distâncias

Os marcos anatômicos são os pontos de referências, utilizados aqui, que permitem a ancoragem das medidas de distâncias (morfometria linear) ou são eles mesmos usados como caracteres morfológicos (morfometria geométrica; Zelditch *et al.*, 2004). Para a aquisição dos dados, marcos anatômicos foram digitalizados sobre as fotos através do *software* TPSDig2 (Rohlf, 2006), o qual registra as coordenadas de cada um em um plano cartesiano de duas dimensões, com escalas definidas manualmente no próprio programa (cada foto possui uma régua de referência para esta finalidade). Os marcos foram digitalizados em apenas um dos lados das estruturas e foram escolhidos para cobrir o máximo da integridade de cada estrutura. No geral, os marcos foram colocados em encontros e limites finais de suturas, bem como em junções de ossos e outros pontos de fácil identificação e homólogos entre todas as espécies (*e.g.*, dentes).

Para o crânio, os marcos foram determinados com base em estudos prévios de integração morfológica (Cheverud, 1995; Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; em três dimensões, com

auxílio de uma ferramenta que toca diretamente no crânio analisado, o que permite que marcos em qualquer ponto de sua superfície pudessem ser digitalizados em todos os exemplares, como, por exemplo, a junção entre os ossos temporal, esfenóide e parietal. Esta junção não pôde ser utilizada no presente estudo, realizado a partir de fotos, já que, em alguns exemplares, o arco zigomático se sobrepõe a ela, não permitindo a sua visualização. Assim, alguns destes marcos não puderam ser utilizados. Para contornar tais problemas, alguns marcos foram baseados em outros estudos que não de integração (Astúa de Moraes *et al.*, 2000; Astúa de Moraes, 2004), os quais utilizaram marcos digitalizados em duas dimensões. No total, foram estabelecidos 28 marcos anatômicos para o crânio (10 na vista dorsal, 10 na vista ventral e 8 na vista lateral; ver Tabela 2.2 e Figura 2.2).

Para a mandíbula, os estudos de integração morfológica têm sido feitos, em sua maioria, em roedores (Mezey *et al.*, 2000; Márquez, 2008; Klingenberg *et al.*, 2001b; 2003; 2004b Klingenberg, 2009), os quais apresentam uma diferença considerável na morfologia desta estrutura em relação aos marsupiais. Ainda assim, a homologia entre algumas estruturas (*e.g.*, processos do ramo ascendente) desses dois grupos permitiu que marcos utilizados nestes estudos pudessem ser utilizados aqui. Para complementar tais marcos, eu me baseei novamente em estudos de morfometria geométrica em marsupiais (Astúa de Moraes *et al.*, 2000; Astúa De Moraes, 2004), para capturar características presentes nos marsupiais e não nos roedores (*e.g.*, presença de caninos). Por fim, foi selecionado 8 marcos para a mandíbula (ver Tabela 2.2 e Tabela 2.3)

2.2.1. Morfometria Linear

Uma das definições de caractere utilizada aqui segue a teoria da morfometria linear (também conhecida como morfometria tradicional; Zelditch *et al.*, 2004) que consiste na medida de distância entre dois pontos em uma estrutura morfológica. Desta forma, estes pontos, por si só, representam caracteres discretos e precisam ser homólogos entre todas as espécies, para que tais distâncias tenham sentido biológico e sejam passíveis de comparação. Este tipo de caractere tem sido usado em vários estudos de integração morfológica e genética quantitativa em mamíferos (Cheverud, 1982, 1995; Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) e foi utilizada aqui para permitir comparações com estes estudos.

O processo de aquisição de dados de morfometria tradicional resultou em dois conjuntos de dados independentes: as medidas brutas (como foram calculadas) e estas mesmas medidas após um

Tabela 2.2 – Descrição dos marcos anatômicos digitalizados sobre as fotos das vistas dorsal, ventral e lateral do crânio, medial e lateral da mandíbula.

Marco	Estrutura (vista)	Descrição
C1	Crânio (dorsal)	Extremidade anterior do osso nasal
C2	Crânio (dorsal)	Limite anterior da sutura entre o premaxilar e o maxilar
C3	Crânio (dorsal)	Junção entre o premaxilar, o maxilar e o nasal
C4	Crânio (dorsal)	Junção entre o maxilar, o nasal e o frontal
C5	Crânio (dorsal)	Limite lateral, em vista dorsal, da sutura entre o frontal e o lacrimal
C6	Crânio (dorsal)	Sutura mediana entre o nasal e o frontal (Násion)
C7	Crânio (dorsal)	Limite superior medial da sutura ente o jugal e o temporal
C8	Crânio (dorsal)	Sutura mediana ente o frontal e o parietal (Brégma)
C9	Crânio (dorsal)	Junção entre os parietais e o intraparietal (Lambda)
C10	Crânio (dorsal)	Extremidade posterior mediana do intraparietal
C11	Crânio (lateral)	Extremidade anterior do premaxilar
C12	Crânio (lateral)	Sutura entre o premaxilar e o maxilar no alvéolo
C13	Crânio (lateral)	Equivalente da vista lateral ao marco C2 da vista ventral
C14	Crânio (lateral)	Equivalente da vista lateral ao marco C3 da vista dorsal
C15	Crânio (lateral)	Junção ente o maxilar, lacrimal e jugal
C16	Crânio (lateral)	Ponto mais posterior da base do quarto molar
C17		Limite dorsal da sutura jugo-esquamosal
C18	Crânio (lateral)	Limite ventral da sutura jugo-esquamosal
C19	Crânio (lateral)	Ponto mais anterior do meato auditivo externo
C20	Crânio (lateral)	Ponto mais ventral do processo jugal
C21	Crânio (ventral)	Extremidade anterior da sutura entre os premolares
C22	Crânio (ventral)	Sutura entre o premaxilar e o maxilar no forâmen incisivo
C23	Crânio (ventral)	Extremidade mediana posterior do palato
C24	Crânio (ventral)	Extremidade posterior do quarto molar
C25	Crânio (ventral)	Limite posterior da sutura entre o maxilar e o jugal
C26	Crânio (ventral)	Sutura zigotemporal inferior. Limite medial da sutura entre o jugal e o Esquamosal
C27	Crânio (ventral)	Porção petrosa anterior do temporal. Limite medial da junção entre o basisfenoide e o basioccipital
C28	Crânio (ventral)	Extremidade mediana posterior do basioccipital (Básion)
M1	Mandíbula (lateral)	Ponto mais anterior da base dos incisivos no dentário
M2	Mandíbula (lateral)	Ponto mais posterior da base do canino no dentário
M3	Mandíbula (lateral)	Centro da base do primeiro molar no dentário
M4	Mandíbula (lateral)	Ponto de encontro entre a base anterior da porção ascendente com a porção alveolar da mandíbula
M6	Mandíbula (lateral)	Ponto de maior circunflexão no ângulo junção do processo coronóide com o côndilo mandibular

Tabela 2.2 (continuação)

Marco	Estrutura (vista)	Descrição
M7	Mandíbula (lateral)	Ponto mais posterior do côndilo mandibular
M8	Mandíbula (lateral)	Extremidade mais posterior do processo angular

processo de remoção da variação do tamanho (que serão referidas em diante, no texto, como morfometria linear com efeito do tamanho, ou MLCT e morfometria linear sem efeito do tamanho, MLST).

Para determinados pares de marcos, foram calculadas medidas lineares (distâncias euclidianas no espaço bidimensional) entre eles, através do cálculo da distância entre dois pares de coordenadas em um plano cartesiano, utilizando as relações entre os lados de um triângulo retângulo de acordo com o teorema de Pitágoras. Estas medidas variam em uma dimensão de modo que, quando um marco muda de posição em relação a outro, através dos espécimes, a medida linear (caractere) entre eles diminui (quando eles se aproximam) ou aumenta (quando eles se afastam). Portanto, estas medidas calculadas digitalmente equivalem a medidas obtidas com régua ou paquímetro. Tais caracteres lineares usados aqui, para crânio e mandíbula foram baseados nos mesmos estudos de integração morfológicas em mamíferos citados anteriormente, os quais eu segui para definir os marcos. No entanto, como o conjunto de marcos selecionado aqui, em parte, foram diferentes dos usados nestes estudos, foi preciso definir novas distâncias. As medidas lineares representam caracteres morfológicos com significado biológico no que concerne à integração morfológica, isto é, possuem, teoricamente, relações ontogenéticas e funcionais entre si (Cheverud, 1995; Marroig & Cheverud, 2001). Assim, elas podem ser definidas *a priori*. Então, foram definidas medidas que pudessem ser representativas dos caracteres que tem sido utilizados nos estudos de integração em mamíferos (Cheverud, 1995; Mezey *et al.*, 2000; Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). Este conjunto de medidas, para a MLCT, é apresentado na tabela 2.4

A variação do tamanho e variação alométrica a ela correspondente foram retirados submetendo os dados originais de medidas lineares a um procedimento de normalização, derivado das equações teóricas dos efeitos alométricos. Este procedimento reduz o tamanho geral de todos os indivíduos a um mesmo tamanho enquanto transforma as formas de cada um deles para as formas que eles deveriam ter com este novo tamanho, com respeito à alometria (Leonart, 2000). Tal método foi usado por Marroig e Cheverud (2004), que usaram a projeção dos logaritmos naturais das

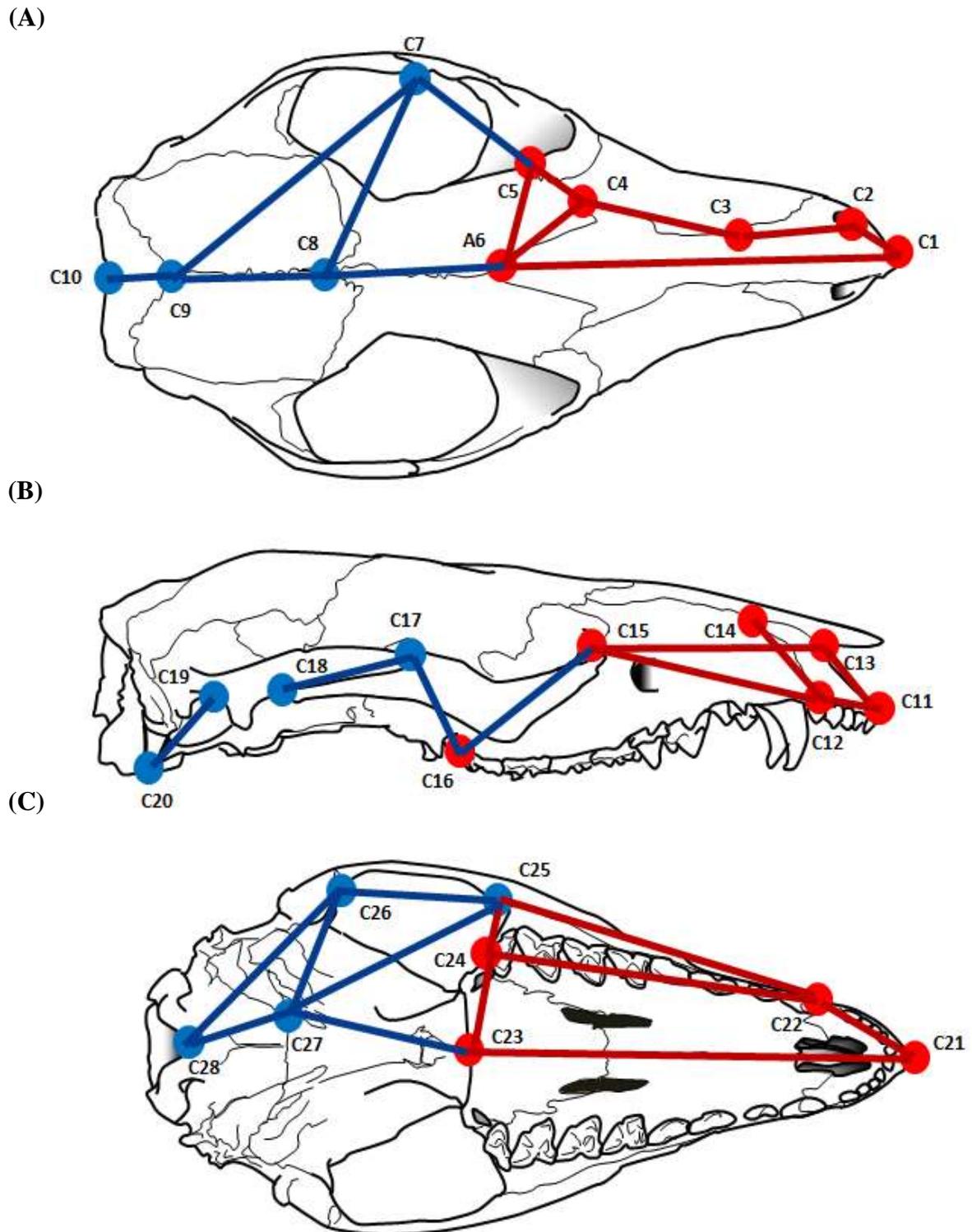


Figura 2.2 – Ilustração do crânio de *Metachirus nudicaudatus* com conjunto de marcos anatômicos (circunferências), medidas de distâncias (retas) e respectivos módulos distribuídos nas vistas: (A) dorsal, com 10 marcos e 13 medidas lineares; (B) lateral, com 10 marcos e 8 medidas lineares; (C) ventral com 8 marcos e 12 medidas lineares. As cores vermelho e azul representam os módulos da face e neurocrânio, respectivamente. As medidas lineares e coordenadas com seus respectivos módulos também se encontram na tabela 2.4 e 2.5, respectivamente.

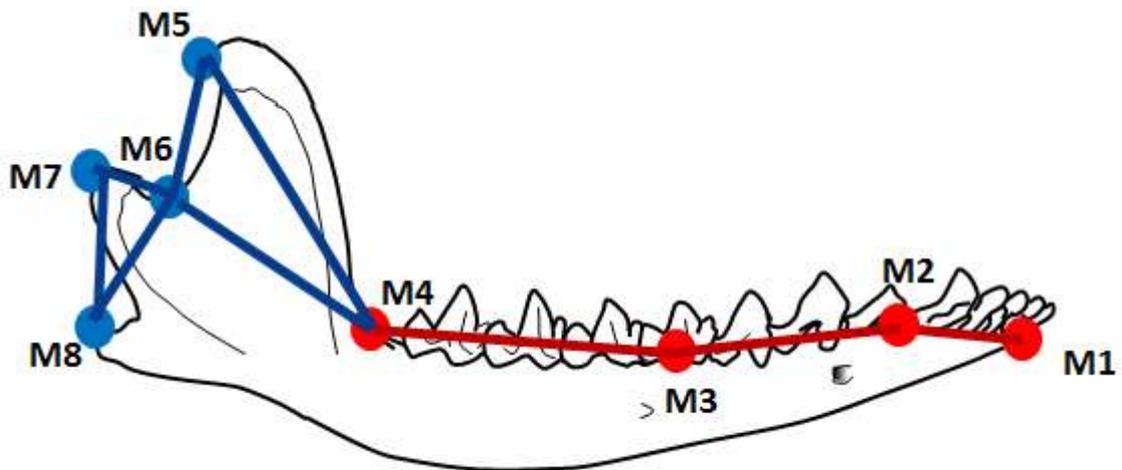


Figura 2.3 – Ilustração da mandíbula de *Metachirus nudicaudatus* com conjunto de marcos anatômicos (círcunferências), medidas de distâncias (retas) e respectivos módulos distribuídos na vista lateral, com 10 marcos e 8 medidas lineares. As cores vermelho e azul representam os módulos da região alveolar e região ascendente, respectivamente. As medidas lineares e coordenadas com seus respectivos módulos também se encontram na tabela 2.4 e 2.5, respectivamente.

medidas no primeiro componente principal (CP1) como uma medida de tamanho geral. A equação resultante é:

$$Y_i^* = Y_i [X_0/X_i]^b$$

Onde Y_i é o valor da medida original para o indivíduo “i”, X_i é o antilogaritmo da projeção (*score*) desta medida no CP1, Y_i^* o valor teórico obtido com tamanho médio, X_0 é a média dos antilogaritmos dos *scores* do CP1, e “b” o coeficiente do CP1 para cada um dos M caracteres (o número de caracteres da estrutura em questão). Em resumo, é feita a remoção do CP1, ou o eixo de maior variação das medidas brutas, que deve corresponder ao tamanho e seu efeito alométrico se todas as variáveis (medidas) tiverem uma projeção positiva neste eixo (Zelditch *et al.*, 2004), que foi o caso para todas as espécies encontradas aqui. As medidas resultantes, então, para a MLST, estão apresentadas na tabela 2.4, sendo as mesmas da MLCT.

2.2.2. Morfometria geométrica e Sobreposição de Procrustes

Os dados das coordenadas foram encaminhados para as análises, sob o conceito da morfometria geométrica (MG, para simplificação), apenas após o processo da sobreposição (ou

alinhamento) de Procrustes, que é um passo fundamental na análise da forma geométrica. Resumidamente, ele remove toda a variação de tamanho, posição e orientação da configuração de coordenadas de um indivíduo relativo aos outros indivíduos do seu grupo (no caso, aqui, da espécie), sobrando apenas a informação de forma (Klingenberg & McIntyre, 1998). O processo foi realizado através do *software* TPSrelw (Rohlf, 2010) e é dividido em quatro etapas principais: (1) para cada indivíduo, é calculado o tamanho do centróide, que é uma média ponderada da configuração, correspondendo ao ponto onde a soma dos quadrados das distâncias dos marcos a este ponto seja a menor possível; (2) os indivíduos são sobrepostos, colocando-se seus centróides no ponto de interseção das coordenadas (a escolha do ponto não altera o resultado); (3) os indivíduos passam a ter o mesmo tamanho geral ao se igualar seus tamanhos do centróide (tamanho de centróide de 1.0); (4) por fim, as configurações de marcos são rotacionadas ao redor do centróide compartilhado entre elas, até que seja alcançado um melhor ajuste a uma configuração média, que é a soma mínima dos quadrados das distâncias entre marcos correspondentes da configuração de cada indivíduo à configuração média (Zelditch *et al.*, 2004).

Diferentemente do processo de remoção da variação de tamanho, a sobreposição de Procrustes, apesar de retirar a informação de tamanho, não retira o efeito alométrico da mesma (Monteiro & Reis, 1999). Assim, a variação da forma relativa à variação de tamanho persiste nos dados de coordenadas alinhadas de Procrustes utilizados aqui.

2.3. Quantificando integração morfológica: matrizes de correlação e covariância

As duas formas mais utilizadas de se medir integração entre um par de caracteres quantitativos foram utilizadas aqui: a correlação e covariância. A razão para se utilizar ambas as medidas é que elas serão exigidas nas análises subsequentes. Assim, tanto matrizes de correlação quanto matrizes de covariância foram estimadas.

As matrizes de correlação e de covariância foram estimadas por meio da rotina GLM (*General Linear Model*) do Systat 11 (SYSTAT Inc., Richmond, CA). Esta rotina permite o controle de variáveis indesejáveis como o sexo, por exemplo. A diferença na média dos caracteres, entre os sexos, pode inflar a correlação entre eles, encobrendo a estrutura de integração causada pelo mapa genótipo-fenótipo (ver exemplo da Tabela 2.3). Existem outras fontes de variação que não são de interesse nesse tipo de análise, como diferenças entre subespécies, idade e geografia (Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009). No entanto, os exemplares das espécies aqui analisadas são todos adultos e restritos a uma determinada região geográfica e a uma categoria subespecífica. Assim, com o controle da variável independente sexo, a rotina GLM fornece as

matrizes residuais de correlação e de covariância do produto-momento de Pearson (Marroig & Cheverud, 2001).

A partir das medidas lineares, ambas as matrizes, de correlação e de covariância, foram estimadas para cada uma das duas estruturas de cada espécie, antes e depois da remoção do efeito do tamanho. Assim, cada espécie possui oito matrizes para a morfometria linear. Além disso, cada espécie possui uma matriz de covariância estimada a partir das coordenadas geométricas, para cada estrutura. No total, então, foram estimadas 10 matrizes para cada uma das 13 espécies.

A matriz de correlação sumariza as correlações de Pearson entre cada par de variáveis, com a diagonal principal contendo os valores das correlações de uma variável com ela mesma, ou seja, 1. A matriz de covariância, por sua vez, sumariza as covariâncias entre o conjunto de variáveis, a covariância entre uma variável e ela mesma equivale a sua variância. Assim, a diagonal desta matriz contém as variâncias das variáveis, por isso ela recebe o nome de matriz de covariância (ver Figura 2.2).

2.4. Comparando os padrões de integração

Com o intuito de comparar os padrões de integração morfológica, nas estruturas em questão, entre as espécies, foram utilizados dois métodos distintos, que correspondem a cada um dos dois tipos de matriz (de correlação e covariância). Tais métodos têm sido utilizados com frequência em estudos que compararam padrões de integração (*e.g.*, Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2009; Shirai; Marroig, 2010). Toda as análises realizadas nesta etapa foram feitas com o programa MatLab 7 (The MathWorks, Inc.). Todas as correlações foram consideradas significantes para $\alpha = 0,05$. Além disso, correlações com valores de significância entre 0,05 e 0,1 foram consideradas como sendo fracas.

2.4.1. Comparando matrizes de correlação

Para as matrizes de correlação, foi utilizado o método de correlação de matrizes (Sneath & Sokal, 1973). Este método compara cada elemento de uma matriz de correlação (*i.e.*, correlação entre duas variáveis) com os elementos equivalentes de uma outra. Desta forma, todas as espécies foram comparadas entre si, par-a-par. Estas comparações são sumarizadas em uma matriz de similaridades superior, composta de valores que podem variar de -1 (quando uma matriz é perfeitamente o oposto de outra) a +1 (quando duas matrizes são perfeitamente similares). O

Tabela 2.3 – Exemplo do efeito do sexo nas correlações entre caracteres. Neste exemplo hipotético, fêmeas têm as médias dos caracteres bem maiores que os machos. Testando a correlação entre os caracteres X e Y entre os indivíduos, por Pearson, para os sexos separados, obtemos os valores de -0,085 e 0,075, indicando que os caracteres não são correlacionados. No entanto, sem separar os indivíduos de sexos diferentes, a correlação entre os caracteres X e Y eles passa a ser de 0,993, ou seja, uma correlação quase perfeita.

Machos		Fêmeas	
X	Y	X	Y
0,3	0,1	9,4	9,6
0,8	0,05	8,1	9,5
0,7	0,6	8,7	9,1
0,34	0,35	9,1	9,1
0,9	0,4	8,8	9,3
0,34	0,9	9,9	9,4
0,5	0,06	8,7	9,1
1,4	0,3	9	8,4
0,1	0,3	8,9	9
$r=-0,085$		$r=0,075$	

(A)

$$\begin{bmatrix} 1 & -0,10 & 0,33 \\ -0,10 & 1 & 0,89 \\ 0,33 & 0,89 & 1 \end{bmatrix}$$

(B)

$$\begin{bmatrix} 1 & 0,05 & 0,14 \\ 0,05 & 0,19 & 0,20 \\ 0,14 & 0,20 & 0,31 \end{bmatrix}$$

Figura 2.1 – Exemplo hipotético de uma matriz de correlação (A) e uma matriz de covariância (B). A diagonal principal da matriz de correlação contém as correlações de cada variável com ela mesma, ou seja, é igual a um. A diagonal principal da matriz de covariância contém as covariações de cada caractere com ele mesmo, ou seja, sua variância (1, 0,19 e 0,31, para os caracteres X, Y e Z respectivamente).

perfeitamente o oposto de outra) a +1 (quando duas matrizes são perfeitamente similares). O cálculo da significância das correlações entre as matrizes foi feito com o teste de Mantel. Neste teste, cada par de matrizes é comparado 1000 vezes com o método de correlação, sendo que, em cada uma destas comparações, uma das matrizes permanece sempre inalterada, enquanto a outra é rearranjada (com permutação das linhas e colunas). Estas 1000 comparações geram uma distribuição bicaudal (de -1 a +1) de 1000 correlações, que correspondem às correlações esperadas ao acaso. Se o valor da correlação original das duas matrizes inalteradas foi maior, em módulo, que 97,5% destas correlações esperadas ao acaso, ela pode ser considerada significativa (Cheverud *et al.*, 1989).

2.4.2. Comparando matrizes de covariância

A correlação de matrizes seguida pelo teste de Mantel não é adequada para comparar matrizes de covariância porque medidas de distância maiores tendem a ter maiores variâncias e o inverso para medidas menores, o que torna inadequado as comparações de espécies com tamanhos absolutos diferentes por este método. Além disso, as linhas e colunas deste tipo de matriz diferem em escala, significando que uma matriz de covariância aleatorizada não é estritamente comparável a uma outra (Cheverud & Marroig, 2007). Por isso, foi utilizado o método dos “vetores aleatórios” (*random skewers*; Cheverud, 1996b) que compara as respostas evolutivas das matrizes a vetores gerados aleatoriamente. Esse método tem sido utilizado em vários estudos de integração (Marroig & Cheverud, 2001, Cheverud & Marroig 2007; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) e faz uso da equação de resposta multivariada à seleção (Lande, 1979):

$$\Delta Z = G\beta$$

Onde ΔZ ($Z_o - Z_i$) é o vetor de resposta à seleção (média final dos caracteres menos a média inicial); G é a matriz de covariância e β é o vetor de gradiente de seleção natural, que multiplica a matriz (alterando a média dos caracteres). A matriz de covariância genética (matriz G ; Cheverud, 1982) é, então, substituída pela de covariância fenotípica (Marroig & Cheverud, 2007). O primeiro passo é gerar vetores aleatórios (1000), que são colunas com os mesmos números de elementos (similar a um autovetor da matriz) das matrizes que se está comparando (*e.g.*, vetores com 9 elementos para as matrizes de covariância da mandíbula). Os elementos de cada vetor são extraídos, por Monte Carlo, de uma distribuição normal de valores entre 0 e 1. Em seguida, estes vetores são normalizados para o tamanho de 1 (*i.e.*, soma dos quadrados dos seus autovalores igual a 1). Cada matriz é, então, multiplicada pelos mesmos 1000 vetores. Como resultado, obtemos 1000 vetores de resposta, que são, cada um, as diferenças nas médias das variáveis (neste caso, medidas de distâncias ou coordenadas) antes e depois da multiplicação, ou seja, o ΔZ . Devido às diferenças nas estruturas de covariância das matrizes, as respostas vetoriais tendem a ser diferentes entre elas. A comparação de matrizes é feita, então, com estes vetores de respostas (que são normalizados para o tamanho de 1 para que possam ser comparados), da seguinte forma: um mesmo vetor multiplicando duas matrizes diferentes geram dois vetores de respostas. A correlação destas respostas é calculada pelo cosseno do ângulo formado entre os vetores. Quanto mais similares forem as matrizes, mais similares são os sentidos dos vetores e, então, menor é o ângulo entre eles e maior é o valor da correlação (o cosseno do ângulo 0 é igual a 1,

este valor diminui à medida que o ângulo aumenta). Por fim, a similaridade de um par de matrizes é, então, a média de todas as 1000 correlações (figura 2.4). O teste de significância foi feito correlacionando os 1000 vetores de k elementos (o número de elementos de cada estrutura) a um único vetor aleatório para gerar uma distribuição de correlações. A similaridade observada de duas matrizes é significativa se exceder 95% das correlações de vetores esperadas ao acaso (Cheverud & Marroig, 2007). Por fim, uma matriz de similaridade par-a-par entre as espécies é gerada para cada estrutura em cada um dos três tipos de dados.

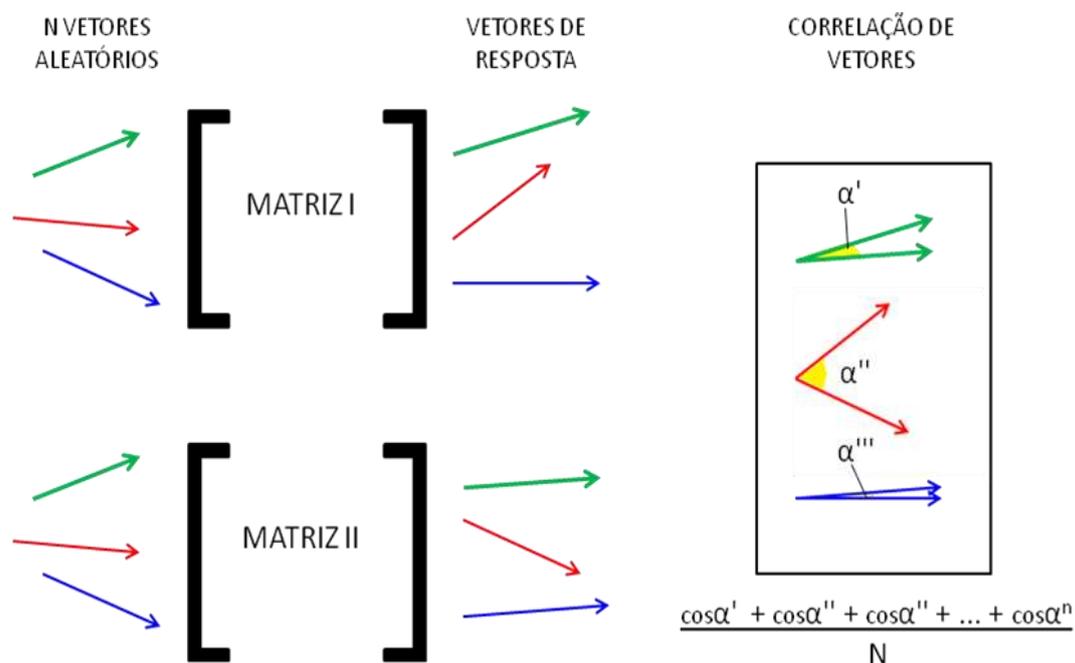


Figura 2.4 – Ilustração esquemática do método dos vetores aleatórios. Inicialmente duas matrizes diferentes são multiplicadas pelos mesmos vetores. Os vetores-produto (ou de resposta) de mesma origem (representados pelas cores azul, vermelho e verde) são então correlacionados através do cosseno do ângulo que eles formam. Por fim, é feita a média das correlações dos 1000 vetores entre duas matrizes, que corresponde à similaridade entre elas. No exemplo, as matrizes I e II possuem respostas bastante similares quando multiplicadas pelo vetor azul e pouco similares quando multiplicadas pelo vetor vermelho. Baseado em Porto (2009).

Com o intuito de avaliar semelhanças entre resultados das duas diferentes formas de comparar matrizes utilizadas, as matrizes de similaridades de padrões de correlação (Cor.) e de padrões de covariância (Cov.) foram comparadas, dentro de cada estrutura e de cada tipo de dado (apenas MLCT e MLST, já que a MG não possui matriz de correlação). Tais comparações foram realizadas com o método de correlação de matrizes e subsequente teste de significância de

Mantel, como mostrado para as comparações de matrizes de correlação. Assim têm-se as seguintes comparações: MLCT_{cor.} X MLCT_{cov.}; MLST_{cor.} X MLST_{cov.}. Além disso, os resultados das diferentes metodologias foram comparados também através de correlações entre as matrizes de similaridades. Dentro da morfometria linear, têm-se as seguintes comparações: MLCT_{cor.} X MLST_{cor.}; MLCT_{cov.} X MLST_{cov.}. Entre morfometria linear e morfometria geométrica têm-se: MLCT_{cor.} X MG_{cov.}; MLCT_{cor.} X MG_{cor.}; MLST_{cor.} X MG_{cov.}; MLST_{cov.} X MG_{cor.}.

2.4.3. Repetibilidade das matrizes

As comparações de matrizes de correlação e de covariância não devem ser feitas sem levar em conta possíveis erros nas estimativas dos elementos destas matrizes. Tais erros de amostragem podem limitar os valores de similaridade máximos entre matrizes (Cheverud *et al.*, 1989). Isso ocorre porque a variância observada (V_{ro}) entre os elementos de uma matriz é causada, além de pela variância real (V_{rt}), pela variância devido ao erro (V_{re}). Assim, é importante ajustar as correlações entre matrizes de correlação e as similaridades entre matrizes de covariância com o cálculo da repetibilidade (t), que é a proporção da variância observada causada pela variância real das correlações ou covariâncias (V_{rt}/V_{ro}). Assim, a repetibilidade varia de 0 a 1, sendo que o valor de 1 significa que não deve haver nenhum erro nas estimativas das matrizes (Cheverud *et al.*, 1989, 1996b).

A repetibilidade de uma matriz pode ser obtida numa comparação dela com suas versões alternativas feitas por uma reorganização aleatorizada, ou *bootstrap*, do conjunto amostral original (Cheverud *et al.*, 1989, 1996b). Para tanto, foram utilizados os resíduos obtidos nas estimativas de cada uma das matrizes (por GLM), como mostrado anteriormente. Tais resíduos consistem nos valores observados das variáveis com remoção do efeito do sexo. Para cada matriz, 1000 conjuntos amostrais de N indivíduos foram criados, realizando-se uma randomização dos N indivíduos, por reposição, da amostra original. Com os 1000 conjuntos amostrais simulados, 1000 matrizes foram criadas. Essas matrizes são comparadas com a matriz original pelos métodos citados anteriormente (correlação de matrizes no caso das matrizes de correlação e *random skewers* no caso das matrizes de covariância). A repetibilidade de uma matriz original é a média das correlações (ou similaridade) entre ela e as 1000 matrizes de *bootstrap*. Este processo foi realizado com o *software* MatLab.

Com as repetibilidades calculadas, os ajustamentos das correlações e similaridades entre as matrizes podem ser feitos. Para isso, basta calcular a raiz do produto das repetibilidades das duas matrizes sendo comparadas (Marroig & Cheverud, 2001; PORTO *et al.*, 2009):

$$r_{\text{máx}} = (t_1 t_2)^{0,5}$$

Como complemento, foram testadas as correlações das matrizes originais com suas versões ajustada, a fim de se quantificar possíveis mudanças nos padrões de correlação e similaridade após o ajustamento.

2.5. Análises confirmatórias: testando módulos hipotéticos

Análises confirmatórias são abordagens que tesam modelos *a priori* de modularidade a partir das matrizes de correlação e de covariância. Para matrizes de correlação, a análise mais comumente utilizada é a comparação das matrizes empíricas com matrizes de conectividades teóricas (matrizes “0 e 1”; Marroig & Cheverud, 2004; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) o que é feito através do método de correlação de matrizes. Já para as matrizes e covariância, a análise tradicionalmente mais utilizada é dos mínimos quadrados parciais (ou PLS, do inglês *partial least squares*; Rohlf, & Corti, 2000; Klingenberg *et al.*, 2001a), que identifica os principais componentes de covariação entre dois grupos de variáveis. No entanto, este método tem sido substituído recentemente, por uma abordagem mais direta e robusta: o coeficiente RV (Klingenberg, 2009; Goswami & Polly, 2010), que quantifica covariância entre dois conjuntos de variáveis. Este teste tem sido utilizados apenas em estudos de integração com morfometria geométrica, mas não há razão para não serem aplicados para dados lineares. Assim, no presente estudo, ele foi utilizado também para testar padrões de modularidade a partir das matrizes de covariância dos dados lineares (MLCT e MLST).

As hipóteses de integração avaliadas no presente estudo se basearam na relação entre caracteres morfológicos, no que concerne ao desenvolvimento e função, sugeridas em estudos anteriores. Os padrões de modularidade, para crânio, usados aqui foram sugeridos para mamíferos no geral (Cheverud, 1995), com adaptações para os marsupiais da ordem Didelphimorphia (Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). As hipóteses de integração morfológica no crânio foram testadas, dividindo-o em duas sub-regiões maiores: neurocrânio e face. Esta divisão é baseada em estudos de desenvolvimento craniano (Moore, 1981; Hanken & Hall, 1993; Cheverud, 1982, 1995). Tais estudos baseia da premissa de que o desenvolvimento do

neurocrânio depende quase inteiramente do desenvolvimento do cérebro e ocorre no prenatal e pouco tempo depois do nascimento ele está completamente desenvolvido. Já a face tem a maior parte do seu crescimento quando o crescimento do cérebro cessa (Cheverud, 1996a). Assim, o presente estudo avalia a hipótese de que os caracteres morfológicos com desenvolvimento breve (neurocrânio) são mais integrados entre si, e se o mesmo é verdadeiro para caracteres com desenvolvimento mais tardio (face; Moore, 1981; Hanken & Hall, 1993; Cheverud, 1982, 1995).

Hipóteses de integração funcional e de desenvolvimento, para a mandíbula, têm sido sugeridas de diversas formas (Marquéz, 2008), mas a que tem sido mais investigada é a subdivisão da mandíbula em dois módulos: a região alveolar (também chamada aqui de ramo horizontal) e ramo ascendente; Atchley *et al.*, 1985, 1992; Cheverud *et al.*, 1991, 1997; Leamy, 1993; Mezey *et al.* 2000; Enrich *et al.*, 2003; Klingenberg *et al.*, 2003, 2004b). Assim, esta foi a hipótese analisada aqui.

2.5.1. Comparação com matrizes de conectividade teóricas

A construção das matrizes de conectividade teóricas foi feita seguindo Cheverud (1996b) e Marroig & Cheverud (2001), com valores de “0” e “1”. Valores de “1” são colocados para caracteres morfológicos que, hipoteticamente, devem fazer parte de um mesmo módulo. Valores de “0” são, então, colocados para caracteres de módulos diferentes. Estes valores de “0 e 1” são apenas uma ferramenta para permitir a comparação de matrizes empíricas com matrizes teóricas. A integração morfológica não é uma lei de tudo-ou-nada. Na verdade, é esperado que caracteres de módulos diferentes tenham, pelo menos, algum grau de integração (Klingenberg, 2010).

Uma matriz teórica é construída para cada módulo hipotético. Por exemplo, para mandíbula, há uma matriz para a região alveolar da mandíbula, na qual os caracteres que pertencem a ela compartilham o valor “1” na matriz e uma para o ramo ascendente, construída da mesma forma. Cada uma dessas matrizes de hipótese foi comparada às matrizes de correlações empíricas da estrutura correspondente. Como exemplo, a matriz de correlação empírica de elementos mandibulares foi correlacionada tanto com a matriz teórica da região alveolar quanto com a matriz teórica da região ascendente e a matrizes total, que aceita as duas regiões como módulos (as matrizes de hipótese de integração estão apresentadas no anexo).

Para avaliar se uma matriz empírica está significativamente correlacionada com uma matriz teórica foi utilizado o método de correlação seguida pelo teste de Mantel (como descrito para a correlação de matrizes na seção 2.4). As correlações são mostradas com índices de

significância de 1, 5 e 10% (Porto *et al.*, 2009), sendo esta última considerada uma fraca correlação.

Como complemento, para cada hipótese de modularidade, foi calculado a média dos caracteres hipoteticamente integrados (avg+) e a média dos caracteres não-integrados (avg-). A razão avg+/avg- nos diz se os caracteres dentro de um módulo estão, de forma geral, mais integrados entre si do que com caracteres de outras partes, o que ocorre quando a razão é maior que 1. Do contrário, a razão é menor que 1. Assim, esta razão fornece informação da distinção de um módulo em relação ao resto do crânio (Porto *et al.*, 2009; Shirai; Marroig, 2010).

2.5.2. Coeficiente RV

O coeficiente RV de Escoufier (1973) é uma abordagem recentemente trazida por Klingenberg (2009) para o estudo da modularidade e mede a associação entre dois conjuntos de variáveis. Assim, o cálculo consiste, basicamente, em dividir a covariância entre dois conjuntos de variáveis pela variância dentro de cada conjunto, similarmente ao cálculo do coeficiente de correlação. Formalmente, extraindo uma matriz simétrica de covariância “S” para o conjunto inteiro de variáveis, temos:

$$S = \begin{bmatrix} S_1 & S_{12} \\ S_{21} & S_2 \end{bmatrix}$$

Onde S_1 e S_2 são as matrizes de covariância individuais de cada um dos dois conjuntos de variáveis; S_{12} é a matriz de covariância entre os dois conjuntos de variáveis (a matriz S_{21} é a equivalente à matriz S_{12} transposta. O cálculo do coeficiente é feito da seguinte maneira:

$$RV = \frac{\text{traço}(S_{12}S_{21})}{\sqrt{\text{traço}(S_1S_1)\text{traço}(S_2S_2)}}$$

O traço de uma matriz é a soma dos seus elementos diagonais. Nesta equação, o numerador é a soma dos quadrados das covariâncias entre os dois conjuntos de variáveis. Já os termos traço ($S_1 S_1$) e traço ($S_2 S_2$), no denominador, se referem à soma dos quadrados dentro de cada matriz individual (dos dois conjuntos de variáveis), ou seja, o total de variação dentro de ambas. Assim, resumindo o total de covariação e escalando pelo total de variação, o coeficiente RV se assemelha ao cálculo do coeficiente de correlação. No entanto, o cálculo do coeficiente RV usa o

quadrado das variâncias e covariâncias, sendo, assim, mais próximo de um coeficiente de correlação quadrado (Klingenberg, 2009). Os valores obtidos para o coeficiente RV ficam entre 0, quando os conjuntos de variáveis são completamente independentes, e 1, quando os dois conjuntos são completamente correlacionados.

2.6. Medidas de integração morfológica geral

A quantificação da magnitude de integração geral entre os elementos de cada estrutura, para cada espécie, foi realizada em cima apenas das matrizes de correlação, já que as variâncias (e, portanto, as covariâncias) dependem da escala do organismo (Cheverud *et al.*, 1989). Diversos métodos para este fim têm sido utilizados. (Marroig & Cheverud, 2001; Porto *et al.*, 2009; Rolian, 2009; Shirai & Marroig, 2010). Um destes métodos consiste simplesmente em calcular a média dos quadrados dos coeficientes de correlação de uma matriz, o r^2 -médio (*i.e.*, coeficiente de determinação da matriz). Os quadrados dos coeficientes são utilizados para eliminar o sinal negativo, já que o objetivo é apenas capturar a intensidade da correlação. Assim, a magnitude de integração dá uma idéia de quanto uma estrutura está integrada como um todo (Cheverud *et al.*, 1983).

Como estudos de integração morfológica no crânio de mamíferos têm mostrado que valores altos de magnitude de integração morfológica, em um determinado, grupo podem estar relacionados com uma baixa distinção dos seus padrões modulares (identificados pela razão $avg+/avg-$; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), assim, foi calculada, aqui a correlação de Pearson destas duas variáveis: os valores de r^2 -médio com os valores de $avg+/avg-$ de cada hipótese de integração ou com os coeficientes RV, sendo significantes quando $p < 0,05$.

Tabela 2.4 – Distâncias (caracteres) entre marcos, de crânio e mandíbula, com respectivos módulos hipotéticos aos quais pertencem.

Medidas	Região	Medidas	Região
C1 a C2	Face	C21 a C23	Face
C1 a C6	Face	C22 a C24	Face
C2 a C3	Face	C22 a C25	Face
C3 a C4	Face	C23 a C24	Face
C4 a C5	Face	C23 a C27	Neurocrânio
C4 a C6	Face	C24 a C25	Face
C5 a C6	Face	C23 a C27	Neurocrânio
C5 a C7	Neurocrânio	C24 a C25	Face
C6 a C8	Neurocrânio	C25 a C26	Neurocrânio
C7 a C8	Neurocrânio	C25 a C27	Neurocrânio
C7 a C9	Neurocrânio	C26 a C27	Neurocrânio
C8 a C9	Neurocrânio	C26 a C28	Neurocrânio
C9 a C10	Neurocrânio	C27 a C28	Neurocrânio
C11 a C12	Face	M1 a M2	Alveolar
C12 a C14	Face	M2 a M3	Alveolar
C12 a C15	Face	M3 a M4	Alveolar
C13 a C15	Face	M4 a M5	Ascendente
C15 a C16	Neurocrânio	M4 a M6	Ascendente
C16 a C17	Neurocrânio	M5 a M6	Ascendente
C17 a C18	Neurocrânio	M6 a M7	Ascendente
C19 a C20	Neurocrânio	M6 a M8	Ascendente
C21 a C22	Face	M7 a M8	Ascendente

Tabela 2.5 – Marcos anatômicos e respectivos módulos hipotéticos aos quais pertencem.

Medidas	Região	Medidas	Região
C1	Face	C19	Neurocrânio
C2	Face	C20	Neurocrânio
C3	Face	C21	Face
C4	Face	C22	Face
C5	Face	C23	Face
C6	Face	C24	Face
C7	Neurocrânio	C25	Neurocrânio
C8	Neurocrânio	C26	Neurocrânio
C9	Neurocrânio	C27	Neurocrânio
C10	Neurocrânio	C28	Neurocrânio
C11	Face	M1	Alveolar
C12	Face	M2	Alveolar
C13	Face	M3	Alveolar
C14	Face	M4	Alveolar
C15	Face	M5	Ascendente
C16	Face	M6	Ascendente
C17	Neurocrânio	M7	Ascendente
C18	Neurocrânio	M8	Ascendente

3. RESULTADOS

3.1. Comparações dos padrões de integração morfológica

No geral, as diferentes metodologias mostraram padrões de integração morfológica bastante semelhantes entre as espécies aqui estudadas tanto para crânio quanto para mandíbula. Independente da metodologia utilizada, todas as correlações entre matrizes de correlação e similaridades entre matrizes de covariância foram significativas ($p < 0,01$). Além disso, todos os valores de repetibilidades podem ser considerados altos, o que mostra que as matrizes foram estatisticamente bem estimadas (ver as diagonais das tabelas 3.2, 3.3, 3.4, 3.6 e 3.6, para crânio e 3.8, 3.9, 3.10, 3.11 e 3.12, para mandíbula). Os resultados resumidos das comparações entre padrões encontraram-se nas tabelas 3.1, para crânio e 3.7, para mandíbula.

3.1.1. Crânio

Tabela 3.1 – Resumo dos parâmetros (médias e desvios-padrão) das comparações de matrizes, para o crânio. Os valores das médias estão acompanhados dos menores e maiores valores encontrados para cada matriz de similaridades. Os parâmetros das matrizes de similaridades entre matrizes de covariância estão em negrito para facilitar a comparação visual. As médias das repetibilidades também são mostradas.

Método	Bruto		Ajustado		Repetibilidade.
	Média	D.P.	Média	D.P.	Media
MLCT (cor.)	0,693 0,514 - 0,868	0,078	0,748 0,545 - 0,925	0,080	0,926
MLCT (cov.)	0,848 0,757 - 0,934	0,036	0,879 0,780 - 0,964	0,036	0,965
MLST (cor.)	0,494 0,359 - 0,649	0,074	0,565 0,407 - 0,722	0,084	0,875
MLST (cov.)	0,711 0,591 - 0,894	0,052	0,766 0,635 - 0,864	0,055	0,929
MG (cov.)	0,670 0,567 - 0,778	0,054	0,731 0,612 - 0,826	0,057	0,916

3.1.1.1. Morfometria linear com variação do tamanho

Na comparação de matrizes de correlação com variação do tamanho, os valores brutos variaram de 0,514 (entre *Lutreolina crassicaudata* e *Marmosops noctivagus*) a 0,868 (entre *Marmosa regina* e *Marmosa murina*), com média de 0,693 e desvio padrão de 0,078. Após o ajuste para a repetibilidade, os valores aumentaram, em média, em 0,055. Os valores ajustados ficaram entre 0,545 (novamente entre *Lutreolina crassicaudata* e *Marmosops noctivagus*) e 0,925 (novamente entre *Marmosa regina* e *Marmosa murina*), com média de 0,748 e desvio padrão de 0,080. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.2.

A comparação das matrizes de covariância com efeito do tamanho, pelo método dos vetores aleatórios, mostrou valores brutos que variaram de 0,757 (entre *Lutreolina crassicaudata* e *Metachirus nudicaudatus*) a 0,934 (entre *Marmosa murina* e *Marmosa regina*), com média de 0,848 e desvio padrão de 0,036. Após o ajuste da repetibilidade, os valores, que em média aumentaram 0,032, passaram a variar entre 0,780 (*Lutreolina crassicaudata* e *Marmosops noctivagus*) e 0,964 (novamente entre *Marmosa murina* e *Marmosa regina*). A média passou a ser de 0,879 e o desvio padrão passou a ser de 0,036. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.3.

3.1.1.2. Morfometria linear sem variação do tamanho

Com a remoção da variação causada pelo tamanho, as correlações brutas ente matrizes de correlação variaram de 0,359 (entre *Lutreolina crassicaudata* e *Metachirus nudicaudatus*) a 0,649 (entre *Caluromys derbianus* e *Didelphis albiventris*), com média de 0,494 e desvio padrão de 0,074. O ajuste para a repetibilidade proporcionou um aumento médio de 0,071 nas correlações. Os valores ajustados ficaram ente 0,407 (novamente entre *Lutreolina crassicaudata* e *Metachirus nudicaudatus*) e 0,722 (entre *Thylamys pallidior* e *Tlacuatzin canescens*), com média de 0,565 e desvio padrão de 0,084. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.4.

As similaridades brutas ente matrizes de covariância, sem variação do tamanho, variaram de 0,591 (entre *Lutreolina crassicaudata* e *Tlacuatzin canescens*) a 0,824 (entre *Caluromys derbianus* e *Monodelphis domestica*), com média de 0,711 e desvio padrão de 0,052. Com o ajuste para a repetibilidade, os valores aumentaram, em média, em 0,055, e passaram a ficar entre 0,635 (novamente entre *Lutreolina crassicaudata* e *Tlacuatzin canescens*) a 0,864 (novamente entre *Caluromys derbianus* e *Monodelphis domestica*), com média de 0,766 e desvio padrão de 0,055. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.5.

3.1.1.3. Morfometria geométrica

O método dos vetores aleatórios aplicado às matrizes de covariância das coordenadas geométricas apresentou valores brutos variando entre 0,567 (entre *Chironectes minimus* e *Lutreolina crassicaudata*) e 0,778 (entre *Caluromys derbianus* e *Monodelphis domestica*), com média de 0,670 e desvio padrão de 0,054. O ajuste para a repetibilidade resultou em um aumento nas similaridades de 0,061, em média. As similaridades ajustadas passaram a ficar entre 0,612 (novamente entre *Chironectes minimus* e *Lutreolina crassicaudata*) e 0,826 (novamente entre *Caluromys derbianus* e *Monodelphis domestica* e entre *Gracilinanus agilis* e *Marmosa regina*), com média de 0,731 e desvio padrão de 0,057. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.6.

3.1.1.4. Comparação entre as morfometrias

Na morfometria linear, todas as correlações ajustadas entre matrizes de correlação são maiores para os dados com efeito do tamanho do que para os dados com o efeito retirado. Como visto anteriormente, as matrizes de similaridade entre espécies, para as matrizes de correlação, tiveram médias de 0,748 e 0,565 para a MLCT e a MLST, respectivamente. Comparando-se estas duas matrizes, através do teste de correlação de matrizes, foi encontrada uma correlação de 0,61 ($p < 0,05$). Similarmente, as matrizes de covariância apresentaram, entre si, similaridades sempre maiores para os dados tratados com efeito do tamanho do que os com efeito retirado. Após a retirada do efeito do tamanho, a média das similaridades, que era de 0,879 na matriz de similaridades ajustadas da MLCT, passou a ser 0,766 na matriz de similaridades ajustadas da MLST. Estas duas matrizes de similaridades apresentaram uma correlação de 0,66 ($p < 0,05$).

A morfometria geométrica apresentou resultados semelhantes aos resultados da morfometria linear sem o efeito do tamanho (mais ainda do que esta e a própria MLCT). O padrão de similaridade entre as espécies, para as matrizes de covariância, foi muito semelhante entre estas duas metodologias. A matriz de similaridades da MG apresentou correlações altas com a matriz de similaridades das matrizes de covariância ($r = 0,86$; $p < 0,05$) e, ainda, com a matriz de similaridade das matrizes de correlação ($r = 0,80$; $p < 0,05$), ambas da MLST. Quando a MG foi comparada com a MLCT, uma correlação forte e positiva ainda foi encontrada entre a matriz de similaridades nos padrões de covariância de ambas ($r = 0,80$; $p < 0,05$). No entanto, uma correlação apenas moderada foi encontrada entre a matriz de similaridades da MG e a matriz de similaridade nos padrões de correlação da MLCT ($r = 0,57$; $p < 0,05$).

Tabela 3.2 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares com efeito do tamanho, para o crânio. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,965	0,782	0,848	0,818	0,660	0,847	0,809	0,702	0,840	0,755	0,762	0,710	0,837
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,745	0,941	0,712	0,773	0,669	0,775	0,674	0,796	0,761	0,710	0,739	0,679	0,715
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,795	0,659	0,909	0,784	0,776	0,870	0,721	0,630	0,849	0,705	0,774	0,797	0,901
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,763	0,712	0,711	0,903	0,662	0,833	0,809	0,721	0,852	0,775	0,698	0,820	0,828
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,627	0,628	0,716	0,609	0,936	0,753	<u>0,545*</u>	0,605	0,710	0,630	0,574	0,675	0,757
6. <i>Marmosa murina</i>	0,803	0,725	0,800	0,764	0,702	0,930	0,768	0,764	0,915	0,715	0,745	0,791	0,893
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,774	0,637	0,670	0,750	<u>0,514*</u>	0,721	0,950	0,605	0,837	0,819	0,647	0,755	0,759
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,652	0,730	0,568	0,648	0,553	0,697	0,558	0,895	0,705	0,684	0,683	0,670	0,626
9. <i>Micoureus regina</i>	0,802	0,718	0,787	0,787	0,668	0,858	0,793	0,648	0,945	0,802	0,760	0,749	<u>0,925**</u>
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,717	0,666	0,649	0,712	0,589	0,666	0,771	0,625	0,753	0,933	0,704	0,758	0,732
11. <i>Philander opossum</i>	0,705	0,675	0,695	0,625	0,523	0,677	0,594	0,609	0,696	0,640	0,888	0,593	0,751
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,667	0,630	0,727	0,745	0,624	0,729	0,704	0,606	0,696	0,699	0,534	0,914	0,743
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,794	0,669	0,829	0,760	0,707	0,831	0,714	0,572	<u>0,868**</u>	0,683	0,683	0,685	0,931

Tabela 3.3 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares com efeito do tamanho, para o crânio. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,985	0,875	0,938	0,901	0,879	0,927	0,882	0,878	0,907	0,923	0,908	0,898	0,901
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,854	0,968	0,843	0,860	0,829	0,870	0,843	0,857	0,866	0,822	0,868	0,845	0,797
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,911	0,811	0,957	0,890	0,893	0,939	0,865	0,841	0,924	0,896	0,897	0,916	0,913
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,875	0,827	0,851	0,956	0,866	0,941	0,892	0,867	0,938	0,884	0,868	0,912	0,912
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,860	0,804	0,862	0,835	0,973	0,877	<u>0,780*</u>	0,790	0,859	0,837	0,819	0,854	0,842
6. <i>Marmosa murina</i>	0,903	0,840	0,902	0,903	0,849	0,964	0,898	0,885	<u>0,964**</u>	0,890	0,893	0,925	0,926
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,866	0,820	0,837	0,862	0,760	0,872	0,977	0,870	0,910	0,908	0,850	0,854	0,852
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,848	0,820	0,800	0,824	<u>0,758*</u>	0,845	0,836	0,945	0,856	0,872	0,855	0,875	0,806
9. <i>Micoureus regina</i>	0,888	0,840	0,892	0,905	0,836	<u>0,934**</u>	0,887	0,821	0,974	0,901	0,873	0,895	0,914
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,904	0,798	0,865	0,852	0,814	0,862	0,885	0,837	0,876	0,973	0,887	0,884	0,881
11. <i>Philander opossum</i>	0,877	0,831	0,854	0,826	0,786	0,853	0,818	0,809	0,838	0,852	0,947	0,863	0,861
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,873	0,814	0,877	0,873	0,825	0,889	0,826	0,833	0,864	0,853	0,822	0,958	0,880
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,877	0,769	0,876	0,874	0,815	0,892	0,826	0,769	0,884	0,852	0,822	0,845	0,962

Tabela 3.4 – e das medidas lineares sem efeito do tamanho, para o crânio. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,938	0,647	0,721	0,596	0,557	0,599	0,571	0,677	0,662	0,691	0,590	0,608	0,641
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,588	0,878	0,559	0,534	0,411	0,475	0,442	0,560	0,466	0,547	0,585	0,438	0,476
3. <i>Didelphis albiventris</i>	<u>0,649**</u>	0,487	0,864	0,478	0,554	0,574	0,488	0,552	0,624	0,602	0,692	0,624	0,599
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,532	0,462	0,410	0,850	0,535	0,513	0,533	0,536	0,688	0,624	0,446	0,578	0,664
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,516	0,369	0,492	0,472	0,916	0,437	0,433	<u>0,407*</u>	0,441	0,502	0,446	0,459	0,485
6. <i>Marmosa murina</i>	0,541	0,415	0,498	0,441	0,389	0,869	0,600	0,554	0,618	0,612	0,564	0,594	0,655
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,525	0,394	0,431	0,467	0,394	0,532	0,904	0,467	0,671	0,670	0,436	0,570	0,602
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,605	0,485	0,473	0,456	<u>0,359*</u>	0,477	0,410	0,852	0,494	0,541	0,494	0,440	0,492
9. <i>Micoureus regina</i>	0,596	0,406	0,539	0,590	0,392	0,535	0,593	0,423	0,864	0,665	0,626	0,581	0,714
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,624	0,478	0,522	0,537	0,448	0,532	0,594	0,466	0,577	0,870	0,554	0,688	0,636
11. <i>Philander opossum</i>	0,522	0,501	0,588	0,375	0,390	0,480	0,379	0,416	0,532	0,472	0,835	0,616	0,602
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,551	0,384	0,543	0,499	0,411	0,518	0,508	0,380	0,505	0,600	0,527	0,876	<u>0,722**</u>
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,577	0,415	0,518	0,569	0,431	0,567	0,532	0,422	0,617	0,552	0,511	0,628	0,864

Tabela 3.5 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares sem efeito do tamanho, para o crânio. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,971	0,821	0,840	0,729	0,777	0,787	0,777	0,846	0,816	<u>0,864**</u>	0,796	0,780	0,733
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,787	0,946	0,758	0,710	0,706	0,720	0,736	0,762	0,758	0,796	0,800	0,707	0,648
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,793	0,707	0,918	0,698	0,718	0,779	0,732	0,759	0,808	0,814	0,841	0,818	0,727
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,687	0,661	0,640	0,915	0,686	0,784	0,760	0,723	0,853	0,734	0,729	0,806	0,806
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,741	0,665	0,666	0,635	0,937	0,657	0,667	0,680	0,682	0,709	0,690	0,669	<u>0,635*</u>
6. <i>Marmosa murina</i>	0,745	0,673	0,717	0,721	0,610	0,922	0,777	0,784	0,845	0,768	0,809	0,810	0,808
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,741	0,693	0,680	0,705	0,626	0,723	0,938	0,744	0,829	0,823	0,701	0,753	0,752
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,794	0,706	0,692	0,659	0,627	0,717	0,686	0,907	0,774	0,831	0,782	0,747	0,716
9. <i>Micoureus regina</i>	0,775	0,711	0,747	0,788	0,636	0,783	0,774	0,711	0,930	0,820	0,829	0,810	0,830
10. <i>Monodelphis domestica</i>	<u>0,824**</u>	0,749	0,755	0,680	0,664	0,714	0,771	0,765	0,765	0,936	0,800	0,817	0,773
11. <i>Philander opossum</i>	0,745	0,739	0,765	0,662	0,635	0,738	0,645	0,708	0,760	0,736	0,902	0,792	0,758
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,740	0,661	0,754	0,741	0,623	0,748	0,701	0,684	0,751	0,760	0,723	0,925	0,828
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,695	0,606	0,670	0,742	<u>0,591*</u>	0,746	0,701	0,656	0,770	0,719	0,693	0,766	0,925

Tabela 3.6 – Similaridades entre matrizes de covariância das coordenadas alinhadas, para o crânio. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,959	0,758	0,814	0,744	0,739	0,778	0,736	0,780	0,794	<u>0,826**</u>	0,787	0,758	0,732
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,715	0,926	0,670	0,679	<u>0,612*</u>	0,669	0,665	0,698	0,696	0,694	0,718	0,615	0,570
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,758	0,613	0,903	0,685	0,727	0,735	0,702	0,698	0,763	0,781	0,807	0,751	0,696
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,692	0,621	0,619	0,903	0,678	0,807	0,739	0,716	<u>0,826**</u>	0,716	0,702	0,793	0,780
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,697	<u>0,568*</u>	0,665	0,621	0,928	0,667	0,622	0,659	0,677	0,676	0,697	0,653	0,649
6. <i>Marmosa murina</i>	0,726	0,612	0,665	0,730	0,611	0,905	0,798	0,770	0,805	0,751	0,753	0,803	0,795
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,694	0,616	0,642	0,676	0,577	0,731	0,927	0,713	0,774	0,763	0,658	0,734	0,741
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,717	0,631	0,623	0,639	0,597	0,688	0,645	0,883	0,713	0,759	0,730	0,684	0,657
9. <i>Micoureus regina</i>	0,747	0,643	0,696	0,754	0,626	0,736	0,715	0,643	0,922	0,792	0,765	0,796	0,819
10. <i>Monodelphis domestica</i>	<u>0,778**</u>	0,642	0,714	0,655	0,626	0,687	0,706	0,686	0,731	0,924	0,767	0,781	0,755
11. <i>Philander opossum</i>	0,726	0,651	0,723	0,628	0,633	0,675	0,597	0,646	0,692	0,695	0,888	0,707	0,663
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,712	0,568	0,685	0,723	0,603	0,733	0,678	0,617	0,733	0,720	0,639	0,920	0,811
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,689	0,527	0,636	0,713	0,601	0,727	0,686	0,593	0,756	0,698	0,601	0,748	0,924

3.1.2. Mandíbula

Tabela 3.7 – Resumo dos parâmetros (médias e desvios-padrão) das comparações de matrizes, para a mandíbula. Os valores das médias estão acompanhados dos menores e maiores valores encontrados para cada matriz de similaridades. Os parâmetros das matrizes de similaridades entre matrizes de covariância estão em negrito para facilitar a comparação visual. As médias das repetibilidades também são mostradas.

Método	Bruto		Ajustado		Repetibilidade.
	Média	D.P.	Média	D.P.	Media
MLCT (cor.)	0,607 0,258 - 0,910	0,137	0,677 0,281 - 0,958	0,152	0,897
MLCT (cov.)	0,893 0,766 - 0,971	0,045	0,916 0,818 - 0,994	0,038	0,975
MLST (cor.)	0,756 0,498 - 0,928	0,096	0,822 0,537 - 0,989	0,099	0,919
MLST (cov.)	0,878 0,760 - 0,946	0,041	0,902 0,786 - 0,975	0,041	0,973
MG (cov.)	0,830 0,702 - 0,903	0,040	0,872 0,757 - 0,937	0,038	0,952

3.1.2.1. Morfometria linear com variação do tamanho

Nas comparações dos padrões de correlação para dados com variação do tamanho, os valores brutos variaram de 0,258 (entre *Caluromys derbianus* e *Marmosops noctivagus*) a 0,910 (entre *Monodelphis domestica* e *Tlacuatzin canescens*), com média de 0,607 e desvio padrão de 0,137. Com o ajuste para a repetibilidade, os valores aumentaram, em média, em 0,070. Os valores ajustados ficaram entre 0,281 (novamente entre *Caluromys derbianus* e *Marmosops noctivagus*) e 0,958 (novamente entre *Monodelphis domestica* e *Tlacuatzin canescens*), com média de 0,677 e desvio padrão de 0,152, o maior encontrado em todas as metodologias. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.8.

As comparações das matrizes de covariância, com efeito do tamanho, pelo método dos vetores aleatórios, forneceram valores brutos que variaram de 0,766 (entre *Monodelphis domestica* e *Philander opossum*) a 0,971 (entre *Didelphis albiventris* e *Lutreolina crassicaudata*), com média de 0,893 e desvio padrão de 0,045. Após o ajuste da repetibilidade, os valores, que em média aumentaram em 0,023, passaram a variar entre 0,818 (novamente entre *Monodelphis domestica* e *Philander opossum*) e 0,994 (novamente entre *Didelphis albiventris* e *Lutreolina crassicaudata*), com nova média e desvio padrão de 0,916 e 0,038, respectivamente. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.9.

3.1.2.2. Morfometria linear sem variação do tamanho

Os dados tratados com remoção do tamanho para a mandíbula forneceram resultados diferentes dos achados para crânio. Surpreendentemente, as correlações entre matrizes de correlação aumentaram consideravelmente. Os valores brutos variaram de 0,489 (*Chironectes minimus* e *Marmosops noctivagus*) a 0,928 (entre *Gracilinanus agilis* e *Tlacuatzin canescens*), com média de 0,756 e desvio padrão de 0,096. O ajuste para a repetibilidade proporcionou um aumento médio de 0,066 nas correlações. Os valores ajustados ficaram entre 0,537 (novamente entre *Chironectes minimus* e *Marmosops noctivagus*) e 0,989 (*Gracilinanus agilis* e *Tlacuatzin canescens*), com média de 0,822 e desvio padrão de 0,099. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.10.

As similaridades brutas entre matrizes de covariância, sem a variação relacionada ao tamanho, variaram de 0,760 (entre *Didelphis albiventris* e *Gracilinanus agilis*) a 0,949 (*Monodelphis domestica* e *Philander opossum*), com média de 0,878 e desvio padrão de 0,41. Com o ajuste para a repetibilidade, os valores aumentaram, em média, em 0,024, e passaram a ficar entre 0,786 (novamente entre *Didelphis albiventris* e *Gracilinanus agilis*) a 0,975 (novamente entre *Monodelphis domestica* e *Philander opossum*), com média de 0,902 e desvio padrão de 0,041. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.11.

3.1.2.3. Morfometria geométrica

Na comparação entre matrizes de covariância das coordenadas geométricas, os valores brutos encontrados variaram entre 0,702 (entre *Chironectes minimus* e *Tlacuatzin canescens*) e 0,903 (entre *Caluromys derbianus* e *Philander opossum*), com média de 0,830 e desvio padrão de 0,040. O ajuste para a repetibilidade resultou em um aumento nas similaridades de 0,042, em média. As similaridades ajustadas passaram a ficar entre 0,757 (novamente entre *Chironectes minimus* e *Tlacuatzin canescens*) e 0,937 (entre *Gracilinanus agilis* e *Philander opossum*), com média de 0,872 e desvio padrão de 0,038. Os resultados completos estão apresentados na tabela 3.12.

3.1.2.4. Comparação entre as metodologias

Na morfometria linear, diferentemente dos resultados obtidos para crânio, todas as correlações ajustadas entre matrizes de correlação aumentaram consideravelmente com a retirada do efeito do tamanho, com a média passando de 0,607 para 0,565. A matriz de similaridades nos padrões de correlação e sua equivalente apresentaram uma correlação de apenas 0,36 ($p < 0,05$).

Em contrapartida, as similaridades entre matrizes de covariância não mudaram efetivamente com a retirada do efeito do tamanho. As médias das duas matrizes de similaridades são praticamente as mesmas (0,916 para a MLCT e 0,902 para a MLST). Apesar disso, estas duas matrizes não se mostraram correlacionadas ($r = 0,02$; $p > 0,05$). No entanto, esta baixa correlação provavelmente se deve ao fato dos valores de similaridade, dentro das duas matrizes, serem muito próximos entre si, de forma que as variações observadas, nestes valores tendem a ser ao acaso.

Assim como encontrado para o crânio, a morfometria linear sem o efeito do tamanho apresentou resultados mais semelhantes com a morfometria geométrica do que com a própria morfometria linear com efeito do tamanho. Os valores de correlação obtidos quando estas metodologias foram comparadas não foram altos, mas ainda assim tanto para padrões de correlação, quanto para padrões de covariância, valores mais altos foram obtidos para morfometria linear sem efeito do tamanho e morfometria geométrica ($r = 0,51$, para padrões de correlação; $r = 0,54$, para padrões de covariância). Comparando os resultados da morfometria linear com tamanho aos resultados dos outros dois conjuntos de dados, valores mais baixos foram encontrados tanto para comparações dentro da morfometria linear (MLCT x MLST; $r = 0,36$, para matrizes de correlação; $r = 0,02$, para matrizes de covariância), quanto para comparações entre as morfometrias (MLCT x MG; $r = 0,26$, considerando a matriz de correlação da MLCT; $r = 0,01$, considerando a matriz de covariância da MLCT). As similaridades das matrizes de covariância foram muito semelhantes entre estas duas metodologias.

3.2. Integração morfológica geral e Testes confirmatórios de modularidade

3.2.1. Crânio

Os resultados das análises de integração morfológica geral e modularidade (*i.e.*, valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente RV), para o crânio, estão expostos na tabela 3.13. Já os valores das correlações entre os valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente RV, apresentados a seguir, para o crânio, se encontram na tabela 3.14

3.2.1.1. Morfometria linear com variação do tamanho

Nas análises das matrizes de correlação de caracteres cranianos originais, os valores r^2 -médios apresentaram uma média de 0,26, variando entre 0,17 (*Metachirus nudicaudatus*) e 0,35 (*Lutreolina crassicaudata*). Na comparação com as matrizes de conectividade, os módulos

hipotéticos testados foram pouco evidenciados. A hipótese da face não teve correlação significativa para nenhuma espécie. A razão avg+/avg- para este módulo foi sempre menor que 1, com média de 0,90. Já a hipótese do neurocrânio apresentou correlação significativa entre as matrizes teóricas e empíricas para *Didelphis albiventris*, *Lutreolina Crassicaudata* e *Tlacuatzin canescens*. A média das razões avg+/avg- foi de 1.19 (apenas *C. minimus* teve valor abaixo de 1). A hipótese total, para a existência de ambos os módulos, apresentou resultados semelhantes à hipótese do neurocrânio, com poucas espécies apresentando correlação significativa (*Caluromys derbianus*, *Didelphis albiventris*, *Lutreolina crassicaudata* e *Philander opossum*) e com uma média da razão avg+/avg- de 1,04. Em adição, os valores r^2 não apresentaram correlação com as razões avg+/avg- para quaisquer hipóteses.

Ainda na MLCT, os coeficientes RV apresentaram uma correlação alta com os r^2 -médios (de -0,89; $p < 0,05$), como esperado, já que espécies com menores magnitudes de integração tendem a apresentar maiores níveis de modularidade, e vice-versa. A exemplo disto, *Metachirus nudicaudatus* (r^2 -médio = 0,17), *Philander opossum* (r^2 -médio = 0,18) e *Thylamys pallidior* (r^2 -médio = 0,18) apresentaram os módulos mais evidentes (coeficientes RV de 0,42, 0,37 e 0,43, respectivamente). No outro extremo, *Lutreolina crassicaudata* (r^2 -médio = 0,35), *Marmosops noctivagus* (r^2 -médio = 0,31), *Micoureus regina* (r^2 -médio = 0,31), *Monodelphis domestica* (r^2 -médio = 0,33) e *Tlacuatzin canescens* (r^2 -médio = 0,32) apresentaram os menores níveis de modularidade (coeficientes RV de 0,24, 0,14, 0,17, 0,21 e 0,19, respectivamente).

3.2.1.2. Morfometria linear sem variação do tamanho

Após a remoção do tamanho os valores de r^2 -médios diminuíram consideravelmente, agora com uma média de 0,05, e passaram a ser menos variados entre as espécies (D.P. = 0,01). Estes valores apresentaram uma correlação de 0,41 com os valores de r^2 -médios da MLCT. Por outro lado, os módulos passaram a ser mais evidenciados. Para todas as hipóteses, muitas correlações entre as matrizes empíricas e teóricas passaram a ser significantes. Com exceção de *Chironectes minimus* e *Marmosa murina*, todas as espécies apresentaram alguma correlação significativa para as hipóteses da face ou neurocrânio. Além de nessas duas espécies, a hipótese da face como único módulo também não foi evidenciado em *Marmosops noctivagus*. Já a hipótese do neurocrânio também não foi estatisticamente evidenciada em *Metachirus nudicaudatus* e *Monodelphis domestica*. A existência destes dois módulos simultaneamente foi suportada em todas as espécies com exceção de *C. minimus*. Apesar desta mudança na modularidade aparente após a retirada do efeito do tamanho, os valores avg+/avg- para MLST apresentaram uma correlação

Tabela 3.8 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares com efeito do tamanho, para a mandíbula. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,925	0,484	0,487	0,852	0,696	0,711	<u>0,281*</u>	0,652	0,492	0,351	0,435	0,604	0,375
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,445	0,916	0,557	0,862	0,594	0,540	0,623	0,561	0,861	0,701	0,802	0,668	0,574
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,434	0,493	0,855	0,540	0,873	0,599	0,680	0,713	0,654	0,594	0,697	0,723	0,544
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,779	0,784	0,474	0,902	0,650	0,829	0,515	0,547	0,785	0,715	0,770	0,695	0,692
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,613	0,520	0,739	0,565	0,839	0,748	0,753	0,811	0,695	0,726	0,699	0,746	0,598
6. <i>Marmosa murina</i>	0,646	0,487	0,523	0,744	0,647	0,891	0,613	0,506	0,848	0,870	0,813	0,756	0,931
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	<u>0,258*</u>	0,567	0,599	0,466	0,656	0,551	0,906	0,519	0,621	0,724	0,640	0,887	0,614
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,590	0,505	0,620	0,489	0,699	0,450	0,465	0,886	0,502	0,471	0,564	0,753	0,363
9. <i>Micoureus regina</i>	0,453	0,789	0,578	0,713	0,609	0,766	0,566	0,452	0,916	0,929	0,958	0,771	0,884
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,326	0,648	0,530	0,655	0,641	0,792	0,665	0,427	0,858	0,930	0,899	0,723	<u>0,982**</u>
11. <i>Philander opossum</i>	0,394	0,722	0,606	0,688	0,602	0,722	0,574	0,499	0,863	0,816	0,885	0,765	0,849
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,546	0,601	0,628	0,621	0,642	0,671	0,793	0,666	0,693	0,655	0,676	0,883	0,733
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,347	0,528	0,483	0,632	0,526	0,844	0,561	0,328	0,813	<u>0,910**</u>	0,768	0,662	0,923

Tabela 3.9 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares com efeito do tamanho, para a mandíbula. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,994	0,913	0,900	0,933	0,897	0,951	0,854	0,947	0,944	0,848	0,866	0,928	0,856
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,902	0,982	0,915	0,943	0,911	0,928	0,903	0,921	0,918	0,855	0,897	0,938	0,863
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,886	0,896	0,975	0,929	<u>0,994*</u>	0,939	0,930	0,946	0,931	0,893	0,951	0,947	0,931
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,922	0,927	0,909	0,982	0,925	0,943	0,849	0,955	0,939	0,828	0,956	0,964	0,938
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,884	0,893	<u>0,971*</u>	0,907	0,978	0,942	0,946	0,929	0,933	0,929	0,939	0,938	0,926
6. <i>Marmosa murina</i>	0,938	0,911	0,918	0,925	0,922	0,980	0,924	0,933	0,979	0,914	0,920	0,967	0,927
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,845	0,889	0,911	0,835	0,929	0,907	0,985	0,861	0,889	0,965	0,863	0,903	0,851
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,933	0,902	0,923	0,935	0,908	0,912	0,844	0,976	0,923	0,836	0,930	0,971	0,898
9. <i>Micoureus regina</i>	0,935	0,905	0,914	0,925	0,917	0,963	0,877	0,906	0,988	0,894	0,913	0,925	0,910
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,801	0,803	0,835	0,778	0,870	0,858	0,907	0,782	0,842	0,898	<u>0,818**</u>	0,884	0,832
11. <i>Philander opossum</i>	0,854	0,879	0,928	0,937	0,919	0,901	0,847	0,909	0,898	<u>0,766**</u>	0,978	0,939	0,960
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,915	0,920	0,926	0,945	0,918	0,947	0,887	0,950	0,910	0,829	0,919	0,979	0,937
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,844	0,845	0,909	0,919	0,905	0,907	0,835	0,877	0,894	0,779	0,938	0,917	0,977

Tabela 3.10 – Similaridades entre matrizes de correlação das medidas lineares sem efeito do tamanho, para a mandíbula. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,938	0,844	0,850	0,911	0,800	0,921	0,789	0,816	0,897	0,844	0,879	0,852	0,884
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,785	0,923	0,771	0,755	0,602	0,709	<u>0,537*</u>	0,729	0,835	0,742	0,667	0,713	0,681
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,763	0,687	0,860	0,729	0,855	0,721	0,837	0,874	0,773	0,802	0,771	0,800	0,676
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,854	0,702	0,654	0,937	0,668	0,928	0,802	0,794	0,968	0,910	0,955	0,926	<u>0,989**</u>
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,730	0,546	0,747	0,610	0,889	0,752	0,944	0,791	0,592	0,795	0,789	0,767	0,646
6. <i>Marmosa murina</i>	0,857	0,655	0,643	0,864	0,682	0,924	0,790	0,726	0,949	0,900	0,959	0,830	0,896
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,737	<u>0,498*</u>	0,749	0,749	0,859	0,733	0,931	0,814	0,689	0,780	0,848	0,853	0,755
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,748	0,663	0,766	0,727	0,705	0,660	0,743	0,895	0,821	0,856	0,850	0,925	0,774
9. <i>Micoureus regina</i>	0,842	0,777	0,694	0,907	0,540	0,883	0,644	0,752	0,938	0,878	0,937	0,889	0,932
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,783	0,683	0,713	0,844	0,718	0,829	0,722	0,776	0,815	0,919	0,965	0,903	0,844
11. <i>Philander opossum</i>	0,817	0,615	0,686	0,887	0,714	0,885	0,785	0,772	0,871	0,888	0,921	0,984	0,964
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,795	0,660	0,715	0,864	0,698	0,769	0,794	0,844	0,830	0,834	0,911	0,930	0,929
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,830	0,634	0,607	<u>0,928**</u>	0,590	0,834	0,707	0,710	0,875	0,784	0,897	0,868	0,940

Tabela 3.11 – Similaridades entre matrizes de covariância das medidas lineares sem efeito do tamanho, para a mandíbula. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,989	0,931	0,907	0,934	0,921	0,929	0,916	0,915	0,921	0,905	0,918	0,887	0,889
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,916	0,978	0,863	0,916	0,873	0,872	0,834	0,897	0,921	0,919	0,869	0,906	0,854
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,881	0,834	0,955	<u>0,786*</u>	0,953	0,855	0,913	0,948	0,846	0,874	0,857	0,854	0,809
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,919	0,897	<u>0,760*</u>	0,979	0,820	0,903	0,866	0,841	0,934	0,924	0,924	0,920	0,929
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,899	0,846	0,913	0,795	0,961	0,898	0,959	0,932	0,846	0,897	0,890	0,862	0,830
6. <i>Marmosa murina</i>	0,911	0,850	0,823	0,880	0,868	0,971	0,892	0,884	0,966	0,949	0,977	0,911	0,941
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,902	0,816	0,883	0,848	0,930	0,870	0,979	0,909	0,866	0,889	0,909	0,888	0,855
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,893	0,870	0,909	0,816	0,897	0,855	0,883	0,963	0,900	0,927	0,910	0,928	0,840
9. <i>Micoureus regina</i>	0,907	0,902	0,818	0,915	0,822	0,942	0,849	0,875	0,981	0,942	0,961	0,952	0,948
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,889	0,898	0,844	0,903	0,869	0,924	0,869	0,899	0,922	0,976	<u>0,975**</u>	0,943	0,929
11. <i>Philander opossum</i>	0,899	0,846	0,825	0,900	0,859	0,947	0,886	0,879	0,937	<u>0,949**</u>	0,969	0,944	0,960
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,872	0,885	0,824	0,899	0,835	0,887	0,868	0,900	0,931	0,920	0,918	0,975	0,928
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,874	0,834	0,781	0,909	0,804	0,916	0,836	0,815	0,928	0,907	0,934	0,905	0,977

Tabela 3.12 – Similaridades entre matrizes de covariância das coordenadas alinhadas, para a mandíbula. As similaridades brutas observadas estão na diagonal inferior e as ajustadas estão na diagonal superior. As repetibilidades estão em negrito na diagonal. Todas as comparações foram significativas ($p < 0,01$). (*) menores valores, antes e depois do ajuste, e (**) maiores valores, antes e depois do ajuste.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Caluromys derbianus</i>	0,986	0,862	0,919	0,852	0,877	0,843	0,915	0,864	0,867	0,845	0,931	0,848	0,787
2. <i>Chironectes minimus</i>	0,839	0,962	0,824	0,841	0,867	0,813	0,862	0,882	0,863	0,841	0,860	0,830	<u>0,757*</u>
3. <i>Didelphis albiventris</i>	0,890	0,788	0,951	0,816	0,886	0,829	0,895	0,861	0,840	0,872	0,907	0,833	0,805
4. <i>Gracilinanus agilis</i>	0,829	0,808	0,780	0,960	0,822	0,892	0,874	0,855	0,925	0,893	<u>0,937**</u>	0,910	0,894
5. <i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,846	0,826	0,840	0,783	0,945	0,818	0,878	0,888	0,863	0,856	0,901	0,848	0,834
6. <i>Marmosa murina</i>	0,815	0,777	0,787	0,851	0,774	0,948	0,883	0,854	0,916	0,843	0,886	0,934	0,823
7. <i>Marmosops noctivagus</i>	0,891	0,828	0,855	0,839	0,837	0,843	0,960	0,866	0,890	0,882	0,928	0,868	0,863
8. <i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,837	0,844	0,820	0,818	0,842	0,811	0,829	0,953	0,888	0,906	0,900	0,921	0,811
9. <i>Micoureus regina</i>	0,846	0,832	0,805	0,891	0,825	0,877	0,857	0,852	0,966	0,886	0,919	0,892	0,869
10. <i>Monodelphis domestica</i>	0,820	0,805	0,830	0,854	0,812	0,802	0,844	0,863	0,850	0,953	0,911	0,913	0,931
11. <i>Philander opossum</i>	<u>0,903**</u>	0,822	0,863	0,896	0,855	0,842	0,887	0,857	0,881	0,868	0,952	0,925	0,895
12. <i>Thylamys pallidior</i>	0,818	0,791	0,790	0,867	0,802	0,884	0,827	0,874	0,852	0,867	0,878	0,945	0,902
13. <i>Tlacuatzin canescens</i>	0,738	<u>0,702*</u>	0,742	0,828	0,767	0,757	0,799	0,748	0,807	0,859	0,825	0,829	0,893

alta com os valores avg+/avg- da MLCT ($r = 0,75$ para a hipótese total; $r = 0,70$ para o neurocrânio), com exceção da hipótese da face. No geral, os r^2 -médios foram apenas moderadamente correlacionados aos valores avg+/avg- para todas as hipóteses de modularidade.

Com a remoção do efeito do tamanho os coeficientes RV aumentaram, em média (média de 0,68; D.P. = 0,076), sendo os maiores valores obtidos para *Caluromys derbianus* (0,76) e *Gracilinanus agilis* (0,76) e os menores para *Lutreolina crassicaudata* (0,53) e *Tlacuatzin canescens* (0,54). No entanto, este aumento não foi proporcional para todas as espécies, já que, comparando-se os coeficientes RV da MLCT e da MLST, obteve-se uma correlação de 0,44 ($p < 0,05$). Ainda, na MLST, assim como na MLCT, os coeficientes RV também tiveram uma correlação de -0,84 com os r^2 -médios das matrizes de correlação. Os coeficientes RV (assim como os valores de r^2 -médios) se mostraram apenas fracamente e negativamente correlacionadas com as razões avg+/avg para todas as hipóteses.

3.2.1.3. Morfometria Geométrica

Os coeficientes RV obtidos a partir das matrizes de covariância das coordenadas alinhadas apresentaram-se semelhantes aos obtidos na MLST (correlação de 0,89). Os valores variaram de 0,29 (*Tlacuatzin canescens*) a 0,71 (*Caluromys derbianus* e *Chironectes minimus*), com média igual a 0,58.

Os coeficientes RV das matrizes de covariância mostraram resultados semelhantes para os dados da MLST e da MG. No geral, estas duas metodologias mostraram uma divisão mais evidente para os dois módulos hipotéticos analisados. Em oposição, a MLCT mostrou que a divisão modular face-neurocrânio é pouco evidente entre os didelfídeos, apresentando um coeficiente médio de 0,28. Com a retirada do efeito do tamanho o coeficiente aumentou para 0,68. Já morfometria geométrica mostrou um coeficiente de 0,58.

3.2.1.4. Comparação dos resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica

Enquanto a morfometria linear possui dados de magnitude geral de integração (r^2), de razão avg+/avg- para as três hipóteses de modularidade e de coeficiente RV, a morfometria geométrica conta apenas com este último. Assim, a comparação entre as morfometrias foi realizada cruzando os dados de coeficientes RV da geométrica com todos os dados da morfometria linear.

Na comparação entre os dados da MLCT e MG, os coeficientes RV de ambas se apresentaram fracamente correlacionados ($r = 0,32$). O mesmo vale para as comparações do coeficiente RV da MG e cada hipótese de modularidade e r^2 da MLCT.

Os resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica se mostraram mais similares. Os coeficientes RV de ambas apresentaram uma correlação alta e significativa ($r = 0,89$; $p < 0,05$). Assim, no que concerne ao coeficiente RV, a MLST é mais semelhante à MG do que à própria MLCT, com a qual teve uma correlação moderada ($0,44$; $p < 0,05$). ($r = 0,32$; $p < 0,05$). Apesar disso, os coeficientes RV da MG apresentaram correlações de moderadas a fracas com as razões avg+/avg- da MLST. No entanto, vale ressaltar que essas razões também foram fracamente correlacionadas aos coeficientes RV da própria MLST. Entre MG e MLCT, os coeficientes RV se mostraram fracamente correlacionados.

Por fim, um resultado curioso foi encontrado quando se comparou os coeficientes RV da MG e da MLST com as razões avg+/avg- desta última. Era esperado uma alguma correlação positiva entre os valores já que ambas as maneiras de se quantificar integração morfológica (matrizes de correlação e matrizes de covariância) deveriam carregar informações similares a respeito dos padrões de integração. No entanto, correlações negativas foram encontradas, com destaque para a correlação de $-0,45$ ($p < 0,05$) entre o coeficiente RV e a razão avg+/avg-, ambos da MLST. As outras correlações encontram-se na tabela 3.14.

3.2.2. Mandíbula

Os resultados das análises de integração morfológica geral e modularidade (*i.e.*, valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente RV), para a mandíbula, estão expostos na tabela 3.15. Já os valores das correlações entre os valores de r^2 , avg+/avg- e coeficiente RV, apresentados a seguir, para a mandíbula, se encontram na tabela 3.16

3.2.2.1. Morfometria linear com variação do tamanho

Nas matrizes de correlação de medidas lineares com efeito do tamanho, os valores r^2 -médios apresentaram uma média de $0,22$, variando entre $0,14$ (*Chironectes minimus*) e $0,31$ (*Micoureus regina*). Na comparação com as matrizes de conectividade, os módulos hipotéticos testados foram pouco evidenciados. Algumas das razões avg+/avg-, entre as que se mostraram

Tabela 3.13 – Resultados das avaliações das hipóteses de modularidade do crânio para todas as métricas (MLCT, MLST e MG). São mostradas as razões entre a média dos caracteres integrados e média dos caracteres não integrados (avg+/avg-), para cada hipótese de integração (face, neurocrânio e total), na MLCT e MLST. Também são mostrados os coeficientes RV para a hipótese da divisão face-neurocrânio nas MLCT, MLST e MG). Valores sublinhados e em negrito se referem às correlações significantes para $p < 0,10$ e $P < 0,05$ (*) e $P < 0,01$ (**). As magnitudes de integração geral (r^2 -médio), de cada espécie também são mostradas.

Espécies	Com efeito do tamanho (MLCT)					Sem efeito do tamanho (MLST)					MG
	r^2	Fac.	Neu.	Tot.	RV	r^2	Fac.	Neu.	Tot.	RV	RV
<i>Caluromys derbianus</i>	0,21	0,93	1,20	<u>1,07*</u>	0,35	0,04	<u>1,05**</u>	<u>1,08**</u>	<u>1,09**</u>	0,76	0,81
<i>Chironectes minimus</i>	0,20	0,98	1,00	0,98	0,29	0,04	1,02	1,02	<u>1,03</u>	0,74	0,75
<i>Didelphis albiventris</i>	0,27	0,89	<u>1,30*</u>	<u>1,10**</u>	0,32	0,05	<u>1,11**</u>	<u>1,15**</u>	<u>1,19**</u>	0,69	0,82
<i>Gracilinanus agilis</i>	0,24	0,91	1,13	1,01	0,26	0,04	<u>1,05</u>	<u>1,05</u>	<u>1,07**</u>	0,76	0,82
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,35	0,91	<u>1,22*</u>	<u>1,07*</u>	0,24	0,08	<u>1,09**</u>	<u>1,13**</u>	<u>1,16**</u>	0,53	0,77
<i>Marmosa murina</i>	0,26	0,83	<u>1,20</u>	0,98	0,20	0,05	<u>1,03</u>	1,02	<u>1,04*</u>	0,72	0,84
<i>Marmosops noctivagus</i>	0,31	0,93	1,08	1,00	0,14	0,06	1,02	<u>1,07</u>	<u>1,06*</u>	0,60	0,80
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,17	0,96	1,14	1,06	0,42	0,06	<u>1,07**</u>	<u>1,03</u>	<u>1,08**</u>	0,67	0,78
<i>Micoureus regina</i>	0,31	0,89	1,17	1,02	0,17	0,04	<u>1,04</u>	<u>1,07**</u>	<u>1,08**</u>	0,69	0,75
<i>Monodelphis domestica</i>	0,33	0,90	1,15	1,01	0,21	0,05	<u>1,06</u>	<u>1,05**</u>	<u>1,08**</u>	0,68	0,76
<i>Philander opossum</i>	0,18	0,88	<u>1,28</u>	<u>1,07</u>	0,37	0,05	<u>1,08**</u>	<u>1,07</u>	<u>1,11**</u>	0,73	0,81
<i>Thylamys pallidior</i>	0,18	0,91	<u>1,27</u>	<u>1,09*</u>	0,43	0,05	<u>1,07**</u>	<u>1,09**</u>	<u>1,12**</u>	0,71	0,81
<i>Tlacuatzin canescens</i>	0,32	0,76	<u>1,37*</u>	1,01	0,19	0,06	<u>1,08**</u>	<u>1,12**</u>	<u>1,15**</u>	0,54	0,66
Média	0,26	0,90	1,19	1,04	0,28	0,05	1,06	1,07	1,10	0,68	0,58
Desvio padrão	0,06	0,06	0,10	0,04	0,10	0,01	0,03	0,04	0,05	0,08	0,13

altas, não devem ser estatisticamente suportadas, devido à ausência de significância na correlação entre a matriz empírica e a matriz teórica (Porto *et al.*, 2009).

A hipótese da região alveolar apresentou alguns valores bastante elevados, com média de 1,09 e chegando a 1,45 (*Thylamys pallidior*), isto é, com os caracteres alveolares sendo quase 50% mais integrados do que caracteres não integrados. No entanto, nenhuma espécie apresentou correlação significativa entre as matrizes empíricas e teóricas. Já a hipótese da região ascendente apresentou correlação significativa entre as matrizes teóricas e empíricas para *Caluromys derbianus* e *Metachirus nudicaudatus*, no qual os caracteres desta região foram 78% mais integrados do que os caracteres fora dela. Neste caso, a média das razões avg+/avg- foi de 1.25 (apenas *Tlacuatzin canescens* teve valor abaixo de 0). Por sua vez, a hipótese total, para a existência de ambos os módulos, apresentou resultados semelhantes à hipótese da região ascendente, como mostrado pela correlação entre elas ($r = 0,96$; $p < 0,05$), o que indica que a modularização da mandíbula em dois compartimentos é influenciada majoritariamente pelas correlações dentro da região alveolar. Poucas espécies apresentaram uma correlação significativa (*Caluromys derbianus*, *Gracilinanus agilis* e *Metachirus nudicaudatus*) e com uma média da razão avg+/avg- de 1,27. Em adição, como esperado, os valores r^2 apresentaram correlações negativas com as razões avg+/avg- para as hipóteses da região ascendente e total, mas não para a região alveolar (ver tabela x).

Os coeficientes RV e r^2 -médios, na MLCT, apresentaram uma correlação alta ($r = 0,93$; $p < 0,05$), resultado similar ao achado para o crânio. A exemplo disto, *Chironectes minimus* (r^2 -médio = 0,14), *Gracilinanus agilis* (r^2 -médio = 0,18), *Metachirus nudicaudatus* (r^2 -médio = 0,16) e *Thylamys pallidior* (r^2 -médio = 0,18) apresentaram os módulos mais evidentes (coeficientes RV de 0,82, 0,74, 0,76 e 0,72, respectivamente). No outro extremo, *Lutreolina crassicaudata* (r^2 -médio = 0,29), *Marmosops noctivagus* (r^2 -médio = 0,26), *Micoureus regina* (r^2 -médio = 0,31) e *Monodelphis domestica* (r^2 -médio = 0,29) apresentaram os menores níveis de modularidade (coeficientes RV de 0,44, 0,46, 0,52 e 0,41, respectivamente).

3.2.2.2. Morfometria linear sem variação do tamanho

Similar ao encontrado para o crânio, a remoção do tamanho diminuiu os valores de r^2 -médios consideravelmente, que agora tiveram uma média de 0,11, e passaram a ser menos variados entre as espécies (D.P. = 0,03). Estes valores apresentaram uma correlação de 0,08 ($p > 0,05$) com os valores de r^2 -médios da MLCT, mostrando que a mudança nas magnitudes de integração geral não foi proporcional entre as espécies

Diferente do esperado, os módulos passaram a ser menos evidenciados, com exceção da região alveolar. Nesta região, a média dos valores de avg+/avg- aumentou para 1,32 e seis espécies passaram a apresentar significância: *Gracilinanus agilis*, *Marmosa murina*, *Philander opossum* (nestas espécies foram significante apenas quando $\alpha = 0,10$), *Micoureus regina*, *Monodelphis domestica*, *Thylamys pallidior* e *Tlacuatzin canescens*. Ainda, quando as razões avg+/avg- desta hipótese foram comparadas aos valores de avg+/avg-, uma correlação de 0,91 foi obtida ($p < 0,05$), mostrando que, retirado o efeito do tamanho, as magnitudes de integração geral foram fortemente influenciadas pelas correlações dentro deste módulo, embora ele seja composto de apenas três medidas lineares.

A região ascendente deixou de ser um módulo evidenciado para todas as espécies. Neste módulo hipotético, a média dos valores de avg+/avg- caiu para 0,90 e passaram a não variar muito (D.P.: 0,09). Esta mudança na evidência da região ascendente como módulo parece estar relacionada com a mudança da hipótese total, que também deixou de ser verossímil. A média das razões avg+/avg- caíram para 1,01. Este resultado confirma os resultados da MLCT, os quais sugerem que alta integração geral dentro da região ascendente parece ter um grande papel na confirmação da hipótese total. Ainda, os valores avg+/avg- apresentaram uma correlação de -0,62 com os r^2 -médios.

Apesar da mudança na intensidade com que os módulos foram evidenciados, após a retirada do efeito do tamanho, os valores avg+/avg-, para a MLST, apresentaram uma correlação significativa e moderada com os valores avg+/avg- da MLCT ($r = 0,40$; $p < 0,05$; para a hipótese da região alveolar; $r = 0,75$; $p < 0,05$; para a hipótese da região ascendente), com exceção da hipótese total.

Após a remoção do efeito do tamanho, os coeficientes RV aumentaram em média (média de 0,71; D.P. = 0,107), com os maiores valores obtidos para *Chironectes minimus* (0,82) e *Didelphis albiventris* (0,82) e o menor para *Tlacuatzin canescens* (0,50). No entanto, assim como encontrado para o crânio, este aumento não foi proporcional para todas as espécies, já que a comparação entre esses coeficientes da MLCT e da MLST, mostrou uma correlação de 0,35 ($p < 0,05$). Ainda, na MLST, os coeficientes RV mostraram uma correlação de -0,76 com os r^2 -médios das matrizes de correlação e se mostraram negativamente correlacionados com as razões avg+/avg para as hipóteses da região alveolar e total (ver tabela 3.16).

3.2.2.3. Morfometria Geométrica

Os coeficientes RV obtidos a partir das matrizes de covariância das coordenadas alinhadas apresentaram-se pouco semelhante aos obtidos na MLST (correlação de 0,41; $p < 0,05$) e menos ainda com os obtidos na MLCT (correlação de 0,27; $p < 0,05$). Os valores variaram de 0,66 (*Tlacuatzin canescens*) a 0,84 (*Marmosa murina*), com média igual a 0,78 e desvio padrão de 0,05.

3.2.2.4. Comparação dos resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica

Na comparação entre os dados da MLCT e MG, como visto, os coeficientes RV de ambas se apresentaram fracamente correlacionados ($r = 0,23$ $p < 0,05$). Quando comparado com cada hipótese de modularidade e r^2 -médio da MLCT, foram encontradas correlações moderadas com os valores de avg+/avg- para as hipóteses da região ascendente e total e negativa para a região alveolar.

Com a remoção da variação do tamanho, os resultados entre morfometria linear e morfometria geométrica se mostraram um pouco mais similares. Os coeficientes RV de ambas apresentaram uma correlação moderada e significativa ($r = 0,41$; $p < 0,05$). Assim, como encontrado para o crânio, no que concerne ao coeficiente RV, a MLST é mais semelhante à MG do que à própria MLCT, com a qual teve uma correlação baixa (0,35; $p < 0,05$). Apesar disso, comparando este coeficiente RV aos parâmetros da MLST, resultados semelhantes à comparação com os parâmetros da MLCT foram obtidos: correlação negativa com a região alveolar ($r = -0,34$; $p < 0,05$) e correlação moderada com a região da ascendente ($r = 0,45$; $p < 0,05$); embora nenhuma correlação significativa tenha sido encontrada com a hipótese total.

Tabela 3.15 – Resultados das avaliações das hipóteses de modularidade da mandíbula para todas as métricas (MLCT, MLST e MG). São mostradas as razões entre a média dos caracteres integrados e média dos caracteres não integrados (avg+/avg-), para cada hipótese de integração (MLCT e MLST), e os coeficientes RV para a hipótese da divisão horizontal-ascendente (MLCT, MLST e MG). Valores sublinhados e em negrito se referem às correlações significantes para $p < 0,10$ e $P < 0,05$ (*) e $P < 0,01$ (**). As magnitudes de integração geral (r^2 -médio), de cada espécie também são mostradas.

Espécies	Com efeito do tamanho (MLCT)					Sem efeito do tamanho (MLST)					MG
	r^2	Hor.	Asc.	Tot.	RV	r^2	Hor.	Asc.	Tot.	RV	RV
<i>Caluromys derbianus</i>	0,20	0,76	<u>1,59*</u>	<u>1,49*</u>	0,71	0,07	1,08	0,98	1,00	0,80	0,81
<i>Chironectes minimus</i>	0,14	1,43	1,18	1,31	0,82	0,09	1,10	0,93	0,95	0,82	0,75
<i>Didelphis albiventris</i>	0,22	0,71	1,41	1,31	0,58	0,07	1,11	0,95	0,98	0,82	0,82
<i>Gracilinanus agilis</i>	0,18	0,83	1,56	<u>1,49</u>	0,74	0,14	<u>1,62*</u>	0,97	1,01	0,74	0,82
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	0,29	0,84	1,24	1,18	0,44	0,08	1,00	0,94	0,94	0,79	0,77
<i>Marmosa murina</i>	0,23	1,02	1,25	1,25	0,62	0,11	<u>1,28</u>	0,97	1,04	0,58	0,84
<i>Marmosops noctivagus</i>	0,26	1,36	0,90	0,99	0,46	0,10	1,17	0,94	0,98	0,71	0,80
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	0,16	0,87	<u>1,78</u>	<u>1,73</u>	0,76	0,08	1,12	1,00	1,03	0,79	0,78
<i>Micoureus regina</i>	0,31	1,25	1,09	1,16	0,52	0,13	<u>1,51*</u>	0,94	1,05	0,57	0,75
<i>Monodelphis domestica</i>	0,29	1,24	1,01	1,08	0,41	0,10	<u>1,41*</u>	0,96	1,05	0,73	0,76
<i>Philander opossum</i>	0,17	1,22	1,24	1,31	0,67	0,12	<u>1,45</u>	0,93	1,02	0,63	0,81
<i>Thylamys pallidior</i>	0,18	1,45	1,12	1,25	0,72	0,13	<u>1,56*</u>	0,89	1,00	0,80	0,81
<i>Tlacuatzin canescens</i>	0,23	1,24	0,92	0,98	0,52	0,19	<u>1,78*</u>	0,89	1,03	0,50	0,66

4. DISCUSSÃO

O presente estudo explorou os padrões de integração morfológica em caracteres do crânio e mandíbula e testou o agrupamento modular entre eles, em espécies de marsupiais didelfídeos. Para tal, duas diferentes correntes metodológicas foram aplicadas: morfometria geométrica e morfometria linear (ou tradicional). No decorrer das análises e escrutínio dos resultados, certas semelhanças e diferenças foram observadas entre as metodologias. No entanto, todas foram unânimes em apontar um alto nível de compartilhamento dos padrões de integração morfológica entre os marsupiais didelfídeos. Seja através das correlações ou covariâncias entre os caracteres, sejam os caracteres medidas lineares ou coordenadas geométricas, a grande maioria dos valores de similaridades entre matrizes obtidos podem ser considerados altos, sendo que a morfometria linear sem o efeito do tamanho e a morfometria geométrica apresentaram valores mais similares. Por outro lado, os três tipos de informação morfológica (morfometria linear com e sem efeito do tamanho e morfometria geométrica) apresentaram algumas discordâncias com relação aos padrões modulares avaliados. No entanto, mais uma vez, morfometria linear sem tamanho e morfometria geométrica concordaram entre si, mostrando os módulos hipotéticos mais evidentes, para o crânio, além de valores altamente correlacionados. Para a mandíbula não houve diferenças na evidência dos módulos.

Frente às concordâncias e discordâncias entre as metodologias utilizadas, é necessário ter cautela ao se avaliar os resultados obtidos, que devem, então, ser discutidos sob as perspectivas das ferramentas utilizadas ou sob certas propriedades biológicas dos organismos, que podem se apresentar de diferentes formas em diferentes análises. Desta maneira, foi observado, aqui, que a variação de tamanho influencia as correlações e covariâncias globais na estrutura em questão através da variação na forma relacionada à própria variação de tamanho (*i.e.*, alometria). Alometria é um exemplo de propriedade biológica dos organismos que influencia os padrões de integração morfológica e modularidade (Klingenberg, 2009; Shirai & Marroig, 2010).

A discussão dos resultados encontrado aqui é iniciada com as semelhanças e diferenças entre as metodologias na comparação dos padrões de integração morfológica através dos grupos, segue com uma avaliação dos padrões de modularidade encontrados e, por fim, é feita uma síntese dos resultados destas duas propriedades investigadas e o que eles dizem sobre os marsupiais didelfídeos.

4.1. Comparação dos padrões de integração morfológica

As comparações de matrizes mostraram, antes de tudo, que os padrões de integração morfológica mudaram pouco durante a evolução dos didelfídeos, assim como mudaram pouco na evolução dos mamíferos térios como um todo (Porto *et al.*, 2009). Tal resultado foi mostrado tanto para crânio quanto para mandíbula da morfometria linear e da morfometria geométrica. Esta característica da evolução morfológica dos didelfídeos, bem como dos outros mamíferos, tem sido mostrada em outros estudos (Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), alguns dos quais, que estão avançados na área da genética quantitativa, mostram que isto se deve à constância nas matrizes genéticas (Porto *et al.*, 2009). Assim, que os padrões de integração são altamente compartilhados entre os didelfídeos, já era um resultado bastante esperado e, portanto, não será discutido aqui.

A alta similaridade geral nos padrões de integração morfológica, para o crânio, foi mostrada mesmo quando a variação de tamanho foi removida. A diminuição ou o aumento do valor de similaridade, entre as matrizes de um par de espécies, é um primeiro indicativo de que a variação do tamanho e alometria têm um papel importante na fração da estrutura de integração morfológica que é compartilhada entre as espécies. Este resultado foi observado para o crânio também em estudos anteriores (Silva, 2010; Shirai & Marroig 2010). No entanto, os valores de similaridades continuaram altos, sugerindo que o efeito da alometria, existindo, é pouco. Por outro lado, os resultados encontrados para mandíbula se opõem a esta lógica. Curiosamente, as similaridades entre as matrizes de correlação aumentaram, no geral, sendo que, em alguns casos, o aumento foi maior que 100%. Para as matrizes de covariância, um resultado diferente foi obtido. Neste caso, muitas similaridades não mudaram ou diminuíram e apenas parte das similaridades aumentaram, principalmente as que envolvem *Monodelphis domestica*. No entanto, esta espécie teve uma baixa repetibilidade da matriz de covariância, comparado a outras espécies, o que pode interferir na correlação máxima com outras matrizes (Cheverud & Marroig, 2007) mesmo com o ajuste para a repetibilidade. Assim, não necessariamente deve existir uma causa biológica para tal resultado. No entanto, uma fonte biológica pode ser encontrada com relação à *Philander opossum*, que teve alta repetibilidade e apresentou, também, aumentos na similaridade com algumas espécies após a retirada do efeito do tamanho. Este resultado sugere que o seu padrão de variação alométrica difere das demais espécies, com exceção de *Didelphis albiventris* e *Lutreolina crassicaudata*, com as quais teve uma diminuição considerável nas similaridades e são justamente as espécies mais aparentadas a *P. opossum*.

O achado mais surpreendente nas comparações dos padrões foi, talvez, a alta semelhança dos resultados da morfometria linear e da morfometria geométrica. Para o crânio, as altas correlações entre a matriz de similaridades da morfometria geométrica e as matrizes da morfometria linear sugerem que ambas as métricas capturam de forma semelhante os padrões de integração morfológica na estrutura e ambas são apropriadas para o estudo de integração morfológica. No entanto, as comparações entre matrizes de similaridades retornaram resultados diferentes para a mandíbula. Nenhuma semelhança foi encontrada entre morfometria linear e morfometria geométrica, com exceção da correlação moderada e significativa entre os padrões de covariância da morfometria linear, sem efeito do tamanho, e sua equivalente na morfometria geométrica. Assim, em comparação com o crânio, a quantidade limitada de caracteres da mandíbula que pôde ser obtida para os didelfídeos, aqui, parece se refletir em uma menor caracterização dos padrões de integração morfológica na estrutura. Esta conjectura se tornará mais verossímil quando os resultados achados aqui, a respeito da modularidade na mandíbula, forem comparados novamente aos do crânio, mais adiante. Goswami & Polly (2010) também encontraram semelhança entre morfometria linear e morfometria geométrica. No entanto, a comparação destes autores foi feita entre estágios etários de uma única espécie, o macaco-japonês, enquanto o presente estudo comparou populações de indivíduos adultos.

Ainda tratando da comparação entre as metodologias, um outro achado merece atenção. A semelhança entre as morfometrias linear e geométrica foi ainda maior quando se retirou o efeito da variação do tamanho das medidas lineares. Para o crânio, na comparação entre as matrizes de similaridades dos padrões covariância da morfometria linear sem tamanho e da morfometria geométrica, a correlação de 0,86, foi a maior encontrada. Similarmente, para a mandíbula, as únicas correlações significantes foram encontradas entre a matriz de similaridade da morfometria geométrica e as duas matrizes da morfometria linear sem efeito do tamanho. Estes resultados mostram claramente que a retirada do efeito do tamanho dos dados lineares aproxima ainda mais as morfometrias linear e geométrica. Mais do que isso, as medidas lineares sem efeito do tamanho parecem carregar uma informação que é mais similar com as coordenadas geométricas do que com as próprias medidas lineares com efeito do tamanho, no que diz respeito aos padrões de integração morfológica. No entanto, este resultado foi mais evidente no crânio do que na mandíbula, o que pode ser devido à diferença no número de caracteres utilizado entre as duas estruturas, suposição que deve ser reavaliada em futuros estudos. Esta similaridade entre morfometria linear e morfometria geométrica também será vista, a seguir, nas análises dos padrões de modularidade.

4.2. Teste de hipóteses de modularidade

A avaliação das hipóteses de modularidade fortemente suportou os resultados já encontrados, aqui, para a comparação dos padrões de integração, no que diz respeito à semelhança entre morfometria linear sem efeito do tamanho e morfometria geométrica. Ambas as estruturas mostraram esta semelhança, embora a análise do crânio tenha sido mais conclusiva.

Jojić e colaboradores (2012) observaram que a correção para os efeitos alométricos apenas diminuiu levemente a covariação entre os dois módulos hipotéticos da mandíbula de uma espécie de camundongo, como mostrado pelo coeficiente RV. Assim, estes autores concluíram que a alometria não tem potencial para influenciar o padrão modular nesta estrutura, apesar de terem analisado apenas uma população. No presente estudo, a inclusão de várias espécies permitiu observar, no entanto, que o efeito da alometria na covariação entre os módulos é uma característica plástica, ao menos nos marsupiais didelfídeos. Para a mandíbula dos didelfídeos, na morfometria linear, a mudança nos coeficientes RV, após a remoção do efeito tamanho, não foi semelhante entre as espécies. Algumas espécies como *Lutreolina crassicaudata* e *Monodelphis domestica* apresentaram uma grande diminuição na covariância entre módulos relativos à covariância dentro dos módulos, outras espécies nem chegaram a ter o coeficiente RV alterado, como foi o caso de *Chironectes minimus* e *Gracilinanus agilis*. Em alguns casos, o coeficiente RV até diminuiu, como encontrado para *Marmosa murina* e *Philander opossum*. Nestas duas espécies, a variação do tamanho deve influenciar a covariância dentro dos módulos um pouco mais do que entre módulos.

A análise do crânio mostrou que a covariância entre os módulos hipotéticos da face e do neurocrânio diminuíram bastante com a retirada do efeito do tamanho, embora algumas espécies tenham tido uma diminuição consideravelmente maior do que outras. Estes resultados suportam a hipótese de que a enorme plasticidade na variação do tamanho que há no grupo é acompanhada de uma plasticidade do efeito alométrico na integração de caracteres cranianos (como visto também por Shirai e Marroig, 2010) e, como visto anteriormente no presente estudo, também nos caracteres mandibulares. O padrão modular com base nas matrizes de correlação também mostrou mudanças para o crânio: os módulos hipotéticos se mostraram mais evidentes, como encontrado em estudos anteriores (Shirai & Marroig, 2010; Silva, 2010) e aqui com o coeficiente RV. No entanto, para a mandíbula, a hipótese total, que era evidenciada nas espécies com uma baixa magnitude de integração geral, não mais foi suportada para nenhuma espécie, com a retirada do efeito do tamanho, enquanto os coeficientes RV aumentaram, em geral. Os resultados das matrizes de correlação, mas não das de covariância, contrariam a tendência de uma maior evidência da modularidade com a retirada da variação do tamanho e componente alométrico, o

que pode levar a crer que padrões de correlação e de covariância sofrem os efeitos da alometria de maneira diferente. Assim, um artefato matemático pode influenciar negativamente as metodologias utilizadas e, então, estudos futuros precisam ser feitos em torno desta suposição.

Um aspecto da variação de tamanho que pode influenciar os padrões de integração e modularidade é que alguns caracteres ou regiões da estrutura podem estar mais associados com o tamanho geral do que outros (Marroig *et al.*, 2004), o que na prática equivale ao efeito alométrico. Uma vez que o coeficiente RV admite apenas a existência simultânea de mais de um módulo, ele não é apropriado para avaliar se a variação do tamanho influencia diferentemente a integração dentro de cada módulo separadamente (Klingenberg, 2009). No entanto as comparações com a matrizes de conectividade permitiram esta avaliação. Para o crânio, a análise das medidas lineares com efeito do tamanho não identificou a região da face como módulo em nenhuma espécie, com as correlações entre caracteres hipoteticamente integrados sendo menores, em média, que caracteres não integrados. Por outro lado, o neurocrânio foi suportado como um módulo em algumas espécies. Com a retirada do efeito do tamanho, ambas as hipóteses, face e neurocrânio se tornam mais evidentes, embora nesta última as correlações entre caracteres integrados tenham diminuído mais que as correlações entre caracteres não integrados. Em outras palavras, o presente estudo mostrou que o tamanho influencia mais os caracteres pertencentes ao neurocrânio do que os pertencentes à face. No entanto, outros estudos acharam, para os didelfídeos, que a face aparece como um módulo mais evidente e não o neurocrânio, com o efeito da variação do tamanho (Porto *et al.*, 2009; Silva, 2010; Shirai & Marroig, 2010). Com a retirada do efeito do tamanho, os presentes resultados corroboram os achados de tais estudos, sugerindo que as correlações são mais fortes dentro da face e do neurocrânio do que entre estas partes. Assim, o que parece diferenciar estes resultados distintos é a influência que a variação do tamanho e o componente alométrico exercem nas diferentes partes da estrutura. Uma alternativa para essa divergência na evidência dos módulos se revela quando a hipótese total é levada em consideração. O fato de ela ter sido suportada para algumas espécies, para os caracteres lineares com efeito do tamanho, sugere que a região da face poderia ser evidenciada como módulo, mas é ofuscada pelas altas correlações dentro do neurocrânio (na hipótese da face como único módulo os caracteres do neurocrânio são considerados como não integrados). Esta hipótese (total), na morfometria linear com efeito do tamanho, se torna fidedigna quando comparada à hipótese testada pelo coeficiente RV.

Um achado intrigante foi a discrepância entre matrizes de covariância e as matrizes de correlação, na morfometria linear, após a retirada do efeito do tamanho. Quando os coeficientes RV foram comparados com as razões avg^+/avg^- para as três hipóteses, não só não se mostraram

similares (o que era esperado), como também foram encontradas correlações negativas entre estes parâmetros, para ambos crânio e mandíbula. Por exemplo, para o crânio, *Lutreolina crassicaudata* e *Tlacuatzin canescens*, que tiveram dois dos maiores valores de $avg+/avg-$ para a hipótese total, tiveram os menores valores do coeficiente RV. Para a mandíbula, *T. canescens* é novamente um exemplo. Esta espécie apresentou um coeficiente RV baixo, enquanto teve a média das correlações entre caracteres hipoteticamente integrados, na face, muito maior do que os caracteres foram desse módulo. Estes resultados são novidades no campo de estudo da modularidade em estruturas esqueléticas de mamífero, uma vez que os estudos que simultaneamente avaliaram matrizes de covariância e de correlação em medidas lineares (Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Goswami & Polly, 2010; Shirai & Marroig, *et al.*, 2010; Jójic *et al.*, 2012) não incluíram nenhum método para avaliar hipóteses de modularidade a partir de matrizes de covariância. Ainda, as análises com base nas coordenadas alinhadas fornecem um resultado ainda mais intrigante: no que concerne aos padrões de modularidade, os resultados divergem entre matrizes de correlação e matrizes de covariância e não entre as morfometrias. Apesar disso, esta tendência é válida apenas quando a variação do tamanho e o respectivo efeito alométrico são retirados dos dados lineares, já que na morfometria linear com efeito do tamanho, para crânio, os coeficientes RV e razões $avg+/avg-$ (para a hipótese total) mostraram valores fortemente correlacionados. Para a mandíbula, uma correlação moderada, equivalente a esta, foi encontrada. Vale ressaltar, no entanto, que os valores obtidos para a razão $avg+/avg-$ são todos muitos próximos, principalmente para a hipótese total, e a pequena variância entre eles podem ser devidas ao acaso. Assim, visto que no presente estudo foi avaliado a divisão da mandíbula em apenas dois blocos, sem quaisquer hipóteses alternativas, é possível que as matrizes de covariância e de correlação, quando o efeito alométrico for removido, mostrem resultados semelhantes quando as divisões modulares mais exatas forem identificadas (Mitteroecker & Bookstein, 2007 Klingenberg, 2008). Por outro lado, são necessários estudos conceituais mais profundos a cerca das propriedades matemáticas e estatísticas das duas principais métricas de se quantificar as morfologias (morfometria linear e morfometria geométrica), das duas formas mais usadas de se medir integração (correlação e covariância) e o efeito que a variação do tamanho pode ter nelas.

4.3. Integração morfológica e modularidade em marsupiais didelífideos

Com toda a gama de metodologias que têm sido desenvolvidas para o estudo de integração morfológica e de modularidade, sobretudo em mamíferos (Atchley *et al.*, 1982; Cheverud *et al.*, 1991, 1997; Klingenberg e Leamy, 2001; Klingenberg *et al.*, 2001b; 2003; 2004b; Marroig & Cheverud, 2001; Leamy *et al.*, 2002; Cheverud, 2004; Klingenberg, 2009; ; Porto *et al.*, 2009; Zelditch *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010), recentemente tem surgido uma crescente preocupação com as diferentes naturezas dessas metodologias. Assim, alguns estudos recentes têm sido feitos comparando diferentes formas de explorar, confirmar e comparar padrões de integração e modularidade, buscando apontar semelhanças e diferenças entre eles. Goswami e Polly (2012) utilizaram duas métricas incomuns da morfometria linear e geométrica, para aplicar vários testes estatísticos, incluindo análises confirmatórias (coeficiente RV e razões avg+/avg-), exploratórias (análises de agrupamento) e comparativas (correlação de matrizes e vetores aleatórios) de padrões de integração no crânio de uma espécie de macaco. Grande parte destas análises também foram realizadas aqui. Em outro estudo, Jójic e colaboradores (2012) utilizaram medidas lineares e coordenadas geométricas de mandíbula de uma espécie de roedor, se baseando nas principais linhas de pesquisa da morfometria linear (*e.g.*, Mezey, 2000) e da morfometria geométrica (*e.g.*, Klingenberg *et al.*, 2001). Apesar da importância destes estudos, nenhuma conclusão mais profunda foi extraída deles. Em primeiro lugar, está o fato de que estes autores utilizaram apenas uma espécie, cada qual em seu estudo (Goswami e Polly realizaram as comparações entre grupos de diferentes faixas etárias). Em segundo, os autores apenas apontaram semelhanças e diferenças, com falta de explicação para os achados. Como no geral os resultados foram similares entre as diferentes análises, estes autores puderam traçar conclusões diretas a cerca dos padrões de integração e modularidade. O presente estudo preenche a lacuna da ausência de comparação entre grupos, investigando a integração morfológica e modularidade um grupo com uma enorme abrangência taxonômica como os marsupiais didelífideos.

A diminuição da similaridade entre as espécies não foi uniforme, o que sugere que o padrão variação alométrica não é absolutamente compartilhada entre os marsupiais didelífideos. No entanto, as matrizes residuais (*i.e.*, sem a variação do tamanho) também apresentaram um alto grau de similaridade, sugerindo que os padrões de integração morfológica permaneceram conservados durante a história evolutiva do grupo, mesmo sem depender da alta variação no tamanho e do seu efeito sobre a covariância entre os caracteres. A alta variação no tamanho do crânio é uma característica marcante no grupo (Marroig *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) e ela conduz os caracteres a variarem principalmente em um único eixo de variação, o que se reflete

em uma alta magnitude de integração geral. Em teoria, esta alta integração limita a direção de resposta dos caracteres a pressões seletivas, independentemente da direção que ela atua, exceto quando alinhada com linha de menor resistência evolutiva (Schulter, 1996). Estas suposições já foram analisadas empiricamente e se mostraram verossímeis para os didelfídeos e outros grupos de mamíferos.

A presença da variação da forma que é devida ao tamanho nas coordenadas, mesmo após o alinhamento de Procrustes, é observada na comparação dos padrões e nos testes de hipóteses de modularidade, para o crânio. A matriz de similaridades da morfometria geométrica apresentou uma correlação maior com a matriz de similaridades dos padrões de covariância dos caracteres lineares sem efeito do tamanho do que a correlação desta última com sua contraparte na morfometria linear com o efeito do tamanho, mostrando que há três componentes da integração morfológica que é compartilhado pelas espécies aqui analisadas. O primeiro componente são as correlações entre os caracteres que não são causadas pela variação do tamanho. O segundo componente são as correlações causadas pela variação absoluta no tamanho. O terceiro componente são as correlações causadas por uma variação diferencial dos caracteres (*i.e.*, variação na forma) que depende do tamanho absoluto da estrutura, ou seja, o componente alométrico. A morfometria linear com efeito do tamanho captura os três componentes. Sem o efeito do tamanho, a morfometria linear captura apenas o primeiro componente. A morfometria geométrica, por sua vez, captura o primeiro e o terceiro componente.

Sem a variação do tamanho, os didelfídeos passam a apresentar um padrão modular tão intensamente como as espécies com baixa magnitude de integração geral, como os primatas (Porto *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2009). O presente estudo corrobora estudos anteriores que, desconsiderando a variação do tamanho e efeito alométrico, mostraram que os padrões de integração e modularidade do crânio permaneceram bastante semelhantes na evolução dos didelfídeos (Silva 2010; Shirai & Marroig, 2010) e até mesmo na evolução dos mamíferos em geral, uma vez que os módulos analisados são tão evidenciados quanto em primatas do Novo Mundo (Shirai & Marroig, 2010). A adição da morfometria geométrica, no presente estudo, deu suporte a estes achados, já que foi encontrado uma alta correlação entre os coeficientes RV da morfometria geométrica e os da morfometria linear sem efeito do tamanho.

Para a mandíbula, as análises das matrizes de correlação, ao contrário, mostraram que os módulos se tornam menos evidentes, pelo menos para algumas espécies, com a retirada do efeito do tamanho. As matrizes de covariância também mostraram que, para algumas espécies, os módulos foram menos evidentes ou mesmo não mudaram. Embora o padrão modular entre as

espécies não tenha sido similar entre estas duas formas de se medir integração morfológica, elas sugerem que o efeito alométrico não tem grande influência nos padrões de integração da mandíbula, o que pode significar que essa estrutura, de uma forma geral para todos os didelfídeos, seja menos restrita evolutivamente, respondendo a pressão seletiva mais independentemente da linha de menor pressão seletiva. Assim, futuros estudos são necessários para avaliar o potencial evolutivo desta estrutura.

Tlacuatzin canescens apresentou um aspecto modular bastante peculiar no presente estudo. Com base nas matrizes de covariância, esta espécie apresentou um baixo nível de modularização tanto no crânio quanto na mandíbula. Na morfometria linear, antes da remoção do tamanho, *T. canescens* apresentou um dos menores coeficientes RV, para o crânio, o que é esperado pelo nível de integração morfológica geral que esta espécie apresentou para esta estrutura. Para a mandíbula, *T. canescens* apresentou uma magnitude de integração morfológica geral mediana, em comparação com outras espécies, e um coeficiente RV igualmente mediano. Com a remoção do efeito do tamanho, a covariância entre os dois módulos hipotéticos foi relativamente maior nesta espécie do que nas outras, tanto para crânio quanto para mandíbula. Tanto a morfometria linear quanto a morfometria geométrica concordaram neste aspecto, apresentando coeficientes RV baixos. No entanto, este achado vai de contra os próprios resultados do presente estudo e de outro (Silva, 2010; para o crânio), quando as matrizes de correlação foram consideradas. Aqui e no estudo realizado por Silva (2010), *T. canescens* mostrou a divisão face-neurocrânio tão evidentemente quanto as outras espécies, ou até mais, quando foi considerado as matrizes de correlação. Para a mandíbula, as correlações dentro do módulo hipotético do ramo horizontal, de *T. canescens*, foram as maiores no presente estudo, o que poderia ser acompanhado RV elevado, mas não foi o caso.

Uma hipótese, para a mandíbula de *Tlacuatzin canescens*, seria a de que, nesta espécie, o padrão de modularidade investigado não corresponde à divisão modular real desta estrutura. Embora, na morfometria linear sem efeito do tamanho, o ramo horizontal tenha se mostrado fortemente integrado internamente, deve haver alguma relação entre elementos desta região com elementos do ramo ascendente. Este possível padrão modular não revelado da mandíbula de *Tlacuatzin canescens* se torna mais plausível quando seu coeficiente RV é comparado aos das duas espécies às quais mais se relaciona filogeneticamente (Voss & Jansa, 2009) e que tiveram os outros dois coeficientes mais baixos: *Marmosa murina* e *Marmosa regina*. Estas três espécies também compartilharam fortemente uma estrutura de covariância, com ou sem efeito do tamanho. Assim, são necessários estudos futuros que avaliem partições alternativas desta estrutura. Por outro lado, para o crânio, o método de comparação com matrizes de conectividade mostra que os módulos hipotéticos têm um forte suporte estatístico e, inclusive, *T. canescens* tem um dos maiores valores

de avg+/avg- para a hipótese da existência dos dois módulos. No entanto, o coeficiente RV desta espécie foi o mais baixo, independentemente de ter sido calculado a partir de medidas lineares ou coordenadas geométricas. Assim, estes resultados divergentes entre matrizes de correlação e matrizes de covariância tornam difícil traçar conclusões a respeito do aspecto modular desta espécie.

Os resultados encontrados para *Tlacuatzin canescens* ilustram a importância da abordagem do presente estudo. Se as análises tivessem sido feitas apenas com esta espécie e sem aplicar o coeficiente RV também para as medidas lineares, como deixou de fazer Jójic e colaboradores (2012), concluir-se-ia que as duas grandes métricas, morfometria linear e morfometria geométrica, podem divergir nos resultados. Mesmo analisando o todas as treze espécies, mas sem aplicar o coeficiente RV para os dados lineares, concluir-se-ia que as duas métricas devem fornecer resultados divergentes. Assim, o maior mérito do presente estudo é a inclusão de várias espécies e o uso de um método para investigar padrões modulares a partir de matrizes de covariância também para dados lineares, o que não tem sido feito em estudos que investigaram padrões modulares com base em morfometria geométrica (Marroig *et al.*, 2004; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010). Assim, futuros estudos são necessários para avaliar o quanto as matrizes de correlação e de covariância lidam com a mesma informação e o quanto as análises de modularidade que elas permitem fornecem resultados similares.

REFERÊNCIAS

- ASTÚA DE MORAES, D. et al. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. **Hystrix (n.s)**, v. 11, n. 1, p. 115-130, 2000.
- ASTÚA DE MORAES, D. **Evolução morfológica do crânio e elementos pós-cranianos dos marsupiais americanos (Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria)**. 462+iv Tese de Doutorado Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- ATCHLEY, W. R.. Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible, p. 207-247. *In* J. Hanken and B. K. Hall (eds.), *The Skull*. Volume 1. 1993.
- ATCHLEY, W. R., RUTLEDGE, J. J., COWLEY, D. E. A multivariate statistical analysis of direct and correlated response to selection in the rat. **Evolution**, v. 36, p. 677-698. 1982.
- ATCHLEY, W. R.; PLUMMER, A. A.; RISKA, B. Genetics of mandible form in the mouse. **Genetics**, v. 111, p. 555–577, 1985.
- ATCHLEY, W. R., HALL, B. K. A model for development and evolution of complex morphological structures. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 66, n. 2, p. 101-157, 1991.
- ATCHLEY, W. R., COWLEY, D. E., VOGL, C., MCLELLAN, T. Evolutionary divergence, shape change, and genetic correlation structure in the rodent mandible. **Systematic Biology**, v. 41, p. 196–221, 1992.
- CHERNOFF, B.; MARGWENE, PY. Morphological integration: forty years later. In: (Ed.). **E. C. Olson and R. L. Miller, eds. Morphological integration**. Chicago: University of Chicago Press, 1999. p. 319–353.
- CHEVERUD, J. M. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. **Evolution**, v. 36, n. 3, p. 499-516, 1982.
- CHEVERUD, J. M. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. **American Naturalist**, v. 145, p. 63–89, 1995.
- CHEVERUD, J. M. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. **American Zoologist**, v. 36, p. 44–50, 1996a.

CHEVERUD, J. M. Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 9, p. 5–42, 1996b.

CHEVERUD, J. M.; RUTLEDGE, J. J.; ATCHLEY, W. R. Quantitative genetics of development: genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. **Evolution**, v. 37, p. 895–905, 1983.

CHEVERUD, J. M.; WAGNER, G.; DOW, M. Methods for the comparative analysis of variation patterns. **Systematic Zoology**, v. 38, p. 201–213, 1989.

CHEVERUD, J. M., HARTMAN, S. E., RICHTSMEIER J. T., ATCHLEY, W. R. A quantitative genetic analysis of localized morphology in mandibles of inbred mice using finite element scaling. **Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology**, v. 11, p. 122–137, 1991.

CHEVERUD, J. M.; ROUTMAN, E. J.; IRSCHICK, D. J. Pleiotropic effects of individual gene loci on mandibular morphology. **Evolution**, v. 51, p. 2006–2016, 1997.

CHEVERUD, J. M., EHRICH, T. H., VAUGHN, T. T., KOREISHI, S. F., LINSEY, R. B., & PLETSCHER, L. S. Pleiotropic effects on mandibular morphology II: Differential epistasis and genetic variation in morphological integration. **Journal of Experimental Zoology Part B**, v. 302, n. 5, p. 424–435, 2004.

CHEVERUD, J. M., MARROIG, G. Comparing covariance matrices: Random skewers method compared to the common principal components model. **Genetics and Molecular Biology**, v. 30, n. 2, p. 461–469, 2007.

EHRICH, T. H. et al. Pleiotropic effects on mandibular morphology I. Developmental morphological integration and differential dominance. **Journal of Experimental Zoology Part B**, v. 296B, p. 58–79, 2003.

ESCOUFIER, Y.. Le traitement des variables vectorielles. **Biometrics**, 29:751-760, 1973.

GOSWAMI, A. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. **The American Naturalist**, v. 168, p. 270–280, 2006a.

GOSWAMI, A. & POLLY, P.D. Methods for studying morphological integration and modularity. In: Quantitative Methods in Paleobiology (J. Alroy & G. Hunt, eds), p. 213–243. **Paleontological Society Special Publications**, 16. Yale University Printing and Publishing Services, New Haven, CT, 2010

HANKEN, J.; HALL, B. K. **The Skull. Vol. 1. Development.** Chicago: University of Chicago Press, 1993

JOJIC, V., BLAGOJEVIC, J., VUJOSEVIC, M. Two-module organization of the mandible in the yellow-necked mouse: a comparison between two different morphometric approaches. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 25, n. 12, p. 2489-2500, 2012.

KLINGENBERG, C. P. Integration, modules, and development: molecules to morphology to evolution, p. 213-230. *In* Pigliucci, M., Preston, K. (eds.), Phenotypic Integration. Oxford University Press, Oxford, 2004.

KLINGENBERG, C. P. Morphological integration and developmental modularity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** v. 39, p. 115–132, 2008.

KLINGENBERG, C. P. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. **Evolution & Development**, v. 11, n. 4, p. 405–421, 2009.

KLINGENBERG, C. P. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. **Nature Reviews Genetics**, v. 11, p. 623–635, 2010.

KLINGENBERG, C. P., ZAKLAN, S. D. Morphological integration between developmental compartments in the Drosophila wing. **Evolution**, v. 53, p. 358-375, 2000.

KLINGENBERG, C. P., AND L. J. LEAMY. Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. **Evolution**, v. 55, p. 2342-2352, 2001.

KLINGENBERG, C. P., BADYAEV, A. V., SOWRY, S. M., BECKWITH, N. J. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. **American Naturalist**, v. 157, p. 11-23, 2001a.

KLINGENBERG, C. P., LEAMY, L. J., ROUTMAN, E. J., CHEVERUD, J. M. Genetic architecture of mandible shape in mice: Effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. **Genetics**, v. 157, p. 785-802, 2001b.

KLINGENBERG, C. P., MEBUS, K., AUFFRAY J. C. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? **Evolution & Development**, v. 5, p. 522-531, 2003.

KLINGENBERG, C. P., BADYAEV, A. V., SOWRY, S. M, BECKWITH. N. J. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. **American Naturalist**, v. 157, p. 11-23, 2004a.

KLINGENBERG, C. P.; LEAMY, L. J.; CHEVERUD, J. M. Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. **Genetics**, v. 166, p. 1909–1921, 2004b.

LANDE, R. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 30, p. 314–334, 1979.

LEAMY, L. J., ROUTMAN, E. J., CHEVERUD. J. M. An epistatic genetic basis for fluctuating asymmetry of mandible size in mice. **Evolution**, v. 56, p. 642-653, 2002.

LEAMY, L. J. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible. **Genetica**, v. 89, p. 139–153, 1993.

LLEONART J., SALAT J., TORRES G.J. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. **Journal of Theoretical Biology**, v. 205, n. 1, p. 85-93, 2000.

MARQUÉZ, E. J. A statistical framework for testing modularity in multidimensional data. **Evolution**, v. 62, n. 10, p. 2688–2708, 2008.

MARROIG, G.; CHEVERUD, J. M. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World Monkeys. **Evolution**, v. 55, n. 12, p. 2576-2600, 2001.

MARROIG G., CHEVERUD, J.M. Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) I: interspecific differentiation and allometric patterns. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 125, p. 266-278, 2004.

MARROIG, G., CHEVERUD J. Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in new world monkeys. **Evolution**, v. 59, p. 1128-1142, 2005.

MARROIG, G., SHIRAI, L. T., PORTO, A., OLIVEIRA, F. B., DE CONTO, V. The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. **Evolutionary Biology**, v. 36, n. 1, p. 136-148, 2009.

MEZEY, J. G.; CHEVERUD, J. M.; WAGNER, G. P. Is the genotype-phenotype map modular? A statistical approach using mouse quantitative trait loci data. **Genetics**, v. 156, p. 305–11, 2000.

MITTEROECKER, P., BOOKSTEIN, F. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. **Systematic Biology**, v. 56, p. 818-836, 2007.

MONTEIRO, L. R., REIS, S. F. **Princípios de morfometria geométrica**. Holos Editora, Ribeirão Preto, 1999

MOORE, W. J. **The mammalian skull**. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 343

OLIVEIRA, F. B.; PORTO, A.; MARROIG, G. Covariance structure in the skull of Catarrhini: a case of pattern stasis and magnitude evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 56, p. 417–430, 2009.

OLSON, E. C.; MILLER, R. L. A mathematical model applied to a study of the evolution of species. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 5, p. 325–338, 1951.

OLSON, E. C.; MILLER, R. L. **Morphological integration**. Chicago: University of Chicago Press, 1958.

PORTO, A., OLIVEIRA, F. B., SHIRAI, L. T., DE CONTO, V., MARROIG, G. The evolution of modularity in the mammalian skull I: Morphological integration patterns and magnitudes. **Evolutionary Biology**, v. 36, n. 1, p. 118-135, 2009.

ROHLF, F. J. **TpsDig**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2006.

ROHLF, F. J. **Relative warps**. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010.

ROHLF, F. J., M. CORTI. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. **Systematic Biology**, v. 49, p. 740-753, 2000.

ROLIAN, C. Integration and Evolvability in Primate Hands and Feet. **Evolutionary Biology**, v. 36, p. 100–117, 2009.

SCHLUTER, D. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. **Evolution**, v. 50, n. 5, p. 1766-1774, 1996.

SHIRAI, L. T.; MARROIG, G. Skull Modularity in Neotropical Marsupials and Monkeys: Size Variation and Evolutionary Constraint and Flexibility. **Journal of Experimental Zoology Part B**, v. 314b, p. 1-21, 2010.

SILVA, H. S. D. **Evolução morfológica em marsupiais (Mammalia, Didelphimorphia) do Novo Mundo**. 2010. x, 255 Tese de Doutorado Departamento de Genética e Evolução, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SNEATH, P. H., SOKAL, R. R. **Numerical Taxonomy**. San Francisco: WH Freeman. and Company, 1973.

TRIBE, C. J. Dental age classes in *Marmosa incana* and other didelphoids. **Journal of Mammalogy**, v. 71, n. 4, p. 566-569, 1990.

VOSS, R. S.; JANSA, S. A. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of new world metatherian mammals. **Bulletin Of The American Museum Of Natural History**, v. 322, p. 177, 2009.

ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., SHEETS, H. D., FINK, W. L. **Geometric morphometrics for biologists: a primer**. Boston, MA: Elsevier Academic Press, 2004.

ZELDITCH, M. L., WOOD, A. R., BONETT, R. M., SWIDERSKI, D. L. Modularity of the rodent mandible: Integrating bones, muscles, and teeth. **Evolution & Development**, v. 10, p. 756-768, 2008.

ZELDITCH, M. L., WOOD, A., SWIDERSKI, D. Building developmental integration into functional systems: function-induced integration of mandibular shape. **Evolutionary Biology**, v. 36, p. 71-87, 2009.

ANEXO

Espécimes analisados (o nome das instituições referentes abaixo estão na seção 2.1):

1. Crânio

Caluromys derbianus – AMNH: 10058, 126134, 126980, 131708, 131711, 135329, 137287, 139278, 139678, 139679, 139781, 139783, 164491, 176712, 176713, 176714, 176715, 185756, 18908, 18910, 18911, 18912, 19202, 41395, 47194, 63526; FMNH: 106529, 128385, 30279, 66918, 69327, 69800, 69801, 69802, 69803, 69804; KU: 104503, 105901, 105904, 105906, 105907, 105908, 108165, 108166, 108167, 110661, 110675, 110679, 110681, 110682, 110684, 110685, 114575, 114580, 114585, 114590, 114591, 114592, 114597, 114598, 114599, 114603, 114604, 114605, 116701, 23367, 23368, 23369, 23370, 23371, 23372, 23373, 26926, 26927, 39247, 60447, 70156, 70157, 70160, 70161, 70162, 93192, 96200, 96201, 96202, 96203, 96208, 96209, 97358, 97359, 97360, 97361, 97362, 97365, 97369, 97376, 97377, 97379, 97381, 97383, 97388, 97389; LSUMZ: 12633, 17681, 8105, 9337; MVZ: 135231, 135233, 183319, 183321; USNM: 148749, 171033, 243413, 250280, 253050, 257328, 271105, 296188, 296189, 296344, 297876, 301131, 301133, 301134, 302329, 303233, 306379, 309256, 309257, 309258, 315009, 315011, 315012, 322943, 322944, 331068, 334676, 334678, 335001, 335002, 335003, 335004, 335005, 335008, 335009, 335010, 335012, 335013, 335014, 335017, 335018, 335020, 335021, 335022, 335023, 335024, 335025, 335026, 335027, 337951, 337952, 337953, 339889, 339893, 360134, 360136, 362315, 362316, 396414, 449560, 449562, 456809, 464247, 503420, 575393, 578116, 578118, 578119, 578934, 578935, 578936, 578939, 578940, 578941, 578942, 578943, 578944, 578945, 578946, 578947, 578948, 578950, 578951, 578953, 578954, 578955, 578956, 578957.

Chironectes minimus – AMNH: 123288, 129704, 266477, 33027, 37482, 47190, 62365, 72020, 96759, 96760, 97319; FMNH: 44047, 69224, 69329, 75092, 75093, 89360, 90066, 90088, 90089, 90092, 90094, 94292; KU: 110652, 110653, 110656, 114474, 114475, 114481, 26928, 29302; MN: 23752, 25738, 30373; MSB: 68330; MVZ: 130323, 130324, 130325, 130326, 130327, 144314; MZUSP: 17063, 17081, 4644, 4651, 4654, 4658, 4659, 4673, 4755, 4762, 4837, 7793; USNM: 280910, 280912, 280914, 280916, 280917, 292169, 305166, 305167, 306465, 306466, 309335, 309348, 315093, 322989, 322991, 322993, 335049, 335051, 337965, 360139, 362361, 362371, 396513, 516614, 517239, 583002; UWZM: 31293.

Didelphis albiventris – MN: 20957, 22248, 22250, 22958, 22960, 22961, 22962, 25646, 4725, 4740, 4742, 4748, 4751, 4756, 4761; MZUSP: 10123, 10130, 13742, 13751, 13753, 16521, 17379, 17381, 17382, 17383, 17921, 17923, 19368, 19375, 19376, 19377, 19378,

24814, 24815, 27814, 2993, 4098, 6171, 6172, 7130, 9705; UFMG: 1566, 2553, 316, 438, 463, 466, 533, 589, 647, 673, 707, 708, 846, 850.

Gracilinanus agilis – AMNH: 133221, 133225, 133229, 133231, 133232, 133233, 133234, 133238, 202651, 202779; FMNH: 20230, 25248, 26445; MVZ: 197437, 197438, 197439, 197440, 197441, 197442, 197443, 197444, 197445, 197446, 197447, 197449, 197450, 197451, 197452, 197453, 197454, 197455; OMNH: 17359, 17360, 17361, 17362, 17363, 17364, 17365, 17366, 17367, 17368, 17369, 17372; UFMG: 2503, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510, 2512, 2513, 2514, 2515, 2517, 2519, 2520, 2521, 2522, 2523, 2524, 2525, 2528; USNM: 304596, 552405.

Lutreolina crassicaudata – AMNH: 133249, 139825, 210420, 254511, 254512, 254513; FMNH: 53944; MN: 1292, 24447, 24449, 24451, 24452, 24453, 24454, 24455, 24458; MN: 43797; MVZ: 134223; MZUSP: 1006, 12744, 12748, 14, 20188, 233, 2945, 325, 344, 6469, 7098, 7146, 7147, 7387; OMNH(ARG): 5523; UFSC: 142, 293, 3039, 3, 415, 4, 5, 600, 601, 602, 607, 608, 6, 76, 779, 77, 79, 80, 82, 83; USNM: 331053, 388420, 388422, 388423; UWZM: 22333, 22418, 22419, 31346.

Marmosa murina – FMNH: 41399, 41400; MVZ: 154760, 154761, 197421, 197422, 197423, 197424, 197425, 197426, 197427, 197428, 197429, 197432, 197433, 197434; MZUSP: 11828, 11829, 21296, 21298, 21299; 393472, 393473, 393475, 393477, 393486, 393488, 393489, 393492, 393493, 393495, 393496, 393497, 393500, 393503, 393504, 393505, 393516, 393518, 393522, 393524, 461674, 461906, 521433, 543294, 544468, 544473, 544474, 544475, 544476, 544477, 545522, 545523, 545524, 545526, 545527, 545528, 545529, 545530, 545533, 545535, 549292, 549293.

Marmosops noctivagus – AMNH: 230009, 272782, 273051, 68133, 72561, 91351; FMNH: 124608, 169783, 169785, 169786, 169788, 169791, 169792, 169796, 169797, 169799, 19637, 24736, 24740, 46109, 70946, 70949, 70959, 70960; KU: 135100, 144069, 144070, 144071, 144072, 144074, 144075, 144079, 144084, 144085, 157961, 157963, 157964, 157967, 157968; MSB: 57004, 68333, 68334, 68335, 70276, 70277, 70278, 70279, 87091, 87092; MUSM: 14095, 6062, 6063, 6078, 7476; MVZ: 136371, 136373, 168967, 190273, 190274, 190275, 190276, 190277, 190278, 190279, 190280, 190281; USNM: 390024, 461680, 461684, 530908, 582778, 582779, 582780, 588014.

Metachirus nudicaudatus – FMNH: 63759, 63760, 94286, 94287, 94288, 94289, 94290; MN: 10245, 10254, 10269, 10272, 10285, 10287, 10403, 10422, 10423, 10424, 10964, 11290, 11339, 11359, 17182, 26612, 28811, 29951, 42774, 46562, 46909, 5223, 5578,

5580, 5581: MVZ: 182062, 182773, 197591; MZUSP: 1874, 27229, 27230, 29193, 471, 9865, 9875, USNM 460505, USNM 484019.

Micoureus Regina – FMNH: 124606, 124613, 138852, 19348, 19635, 24137, 24138, 24139, 43179, 46110, 46111, 55467, 65678, 66411, 70962, 70963, 70966, 70968, 75100, 84254, 84255, 87116, 87117, 87118; KU: 144092, 144094, 144095, 144096, 144097, 144098, 144100, 144102, 144103, 144107, 144110, 144114, 157974; MUSM: 13005, 14141, 6086, 6087, 6089, 6090, 6096, 6107; MVZ: 136374, 136375, 136376, 136377, 153278, 153281, 154753, 154755, 154758, 154762, 154764, 154766, 157624, 157625, 157628, 157630, 157631, 165931, 172581, 172583, 190319, 190320, 190321, 190325, 190326, 190327, 190329, 190330, 190331.

Monodelphis domestica – FMNH: 123059, 19504, 20246, 20248, 20249, 20251, 20255, 20256; MN: 1488, 1490, 16348, 16350, 16373, 16392, 16404, 16409, 16447, 16449, 16452, 16476, 16481, 16483, 16485, 16648, 16653, 16819, 16829, 16854, 16886, 16890, 16971, 16972, 17014, 17023, 17098, 17136, 17137, 17144, 17152, 22790, 22813, 22814, 22817, 22820, 22823, 22994, 6721; MSB: 55072, 55847, 55849, 55850, 55852, 55853, 63278, 67022, 67023; MZ: 144306, 144308, 197457; OMNH: 18584; USNM: 304585, 528402.

Philander opossum – MN: 20004, 20006, 20007, 20008, 20009, 20010, 20011, 20012, 20015, 20016, 20018, 20019, 20021, 20023, 20024, 20025, 20026, 20028, 20029, 20031, 20032, 20035, 20036, 20039, 20050, 20193, 20194, 20196, 20200, 20249, 20250, 29921, 29926, 4791; MZUSP: 17029, 17030, 17069, 17073, 21307, 21310, 25454, 4537, 4543, 4653, 8967, 8968, 9943.

Thylamys pallidior – FMNH: 51007, 53155, 54255; LSUMZ: 16778, 16779, 16780; MSB: 57003, 87099, 87100, 87101, 87102; MUSM: 16085, 16087, 5805, 5809, 5810, 5811, 5812, 5813, 5814; MVZ: 115634, 116614, 116615, 119911, 119912, 119915, 136248, 136249, 136250, 137585, 139215, 143695, 143696, 145531, 150841, 173938; OMNH: 15254, OMNH 15298, OMNH 15347, 15348, 15349, 15350, 23480, 23483, 23486, 23489, 23490; OMNH(ARG): 2690, 3112, 3270, 3389, 4603, 4961; USNM: 121157, 236331, 236332, 391776, 541595, 541596, 541597, 541598, 541599, 541600.

Tlacuatzin canescens – AMNH: 13764, 149104, 213751, 2435, 2436, 24894, 24923; KU: 100310, 100311, 111364, 111365, 111366, 111368, 33317, 36370, 64601, 64603, 85532, 89198, 89200, 89201, 89202, 89203, 89204, 89205, 89206, 89208, 90579, 90580, 92708, 96413, 96415, 96416, 96953, 96955, 96956, 98875, 98876, 98877; MVZ: 100062, 106849; OMNH: 26642; USNM: 125659, 125925, 45311, 508351, 508352, 508354, 511261, 512184, 70238, 88045.

1. Mandíbula

Caluromys derbianus – AMNH: 10058, 126134, 126980, 131707, 131708, 131711, 135329, 137286, 137287, 139278, 139678, 139679, 139781, 139783, 164491, 176712, 176713, 176714, 18908, 18911, 18912, 19202, 41395, 47194, 63526; FMNH: 106529, 128385, 30279, 49926, 66918, 69327, 69800, 69801, 69802, 69803, 69804; KU: 104503, 105904, 105906, 105907, 105908, 108165, 108166, 108167, 110661, 110675, 110679, 110681, 110682, 110685, 114575, 114580, 114585, 114590, 114591, 114592, 114597, 114598, 114599, 114603, 114604, 114605, 116701, 157578, 157579, 23367, 23368, 23369, 23370, 23371, 23372, 23373, 26926, 26927, 32052, 39247, 60447, 70156, 70157, 70160, 70161, 70162, 93192, 96200, 96201, 96202, 96203, 96208, 96209, 96210, 97358, 97359, 97360, 97361, 97362, 97365, 97369, 97376, 97377, 97379, 97381, 97383, 97388, 97389; LSUMZ: 12633, 17681, 8105, 9337; MVZ: 135231, 135232, 135233, 183319; USNM: 148749, 171033, 243413, 250280, 253050, 257328, 291972, 296188, 296189, 297876, 298699, 301131, 301133, 301134, 302329, 303233, 304694, 306379, 309256, 309257, 309258, 314551, 315011, 315012, 322943, 322944, 331068, 334676, 334678, 335001, 335002, 335003, 335004, 335005, 335009, 335010, 335011, 335012, 335013, 335014, 33501, 335018, 335020, 335021, 335022, 335024, 335025, 335026, 335027, 337951, 337952, 337953, 339889, 339893, 360134, 360135, 360136, 360138, 362315, 362316, 38652, 396414, 449560, 449562, 449563, 456809, 464247, 464517, 503420, 575393, 578116, 578118, 578119, 578934, 578939, 578940, 578941, 578942, 578944, 578945, 578946, 578947, 578948, 578949, 578950, 578951, 578953, 578954, 578955, 578956, 578957.

Chironectes minimus – MN: 25738; MSB: 68330; MVZ: 130323, 130324, 130325, 130326, 130327, 144314; MZUSP: 17063, 17081, 4644, 4654, 4658, 4659, 4755, 4762, 4837, 7793; USNM: 280910, 280912, 280914, 280916, 280917, 305166, 305167, 306465, 306466, 309348, 315093, 322989, 322991, 335049, 335051, 360139, 362361, 396513, 516614, 583002; UWZM 31293.

Didelphis albiventris – MN: 20957, 22248, 22250, 22958, 22960, 22961, 22962, 25646, 4725, 4740, 4742, 4748, 4751, 4756, 4761; MZUSP: 10123; MZUSP: 10130, 13742, 13751, 13753, 16521, 17379, 17381, 17382, 17383, 17921, 17923, 19368, 19375, 19376, 19377, 19378, 24814, 24815, 27814, 2993, 4098, 6171, 6172, 7130, 9705; UFMG: 1566, 2546, 2553, 316, 438, 463, 466, 533, 589, 647, 673, 707, 708, 846, 850.

Gracilinanus agilis – AMNH: 133221, 133225, 133229, 133231, 133232, 133233, 133234, 133238, 202651, 202779; FMNH: 20230, 25248, 26445; MVZ: 197437, 197438, 197439, 197440, 197441, 197442, 197443, 197444, 197445, 197446, 197447, 197449, 197450, 197451, 197452, 197453, 197454, 197455; OMNH: 17359, 17360, 17361, 17362, 17363, 17364, 17365, 17366, 17367, 17368, 17369, 17372; UFMG: 2503, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510, 2512, 2513, 2514, 2515, 2517, 2519, 2520, 2521, 2522, 2523, 2524, 2525, 2528, USNM 304596, USNM 552405.

Lutreolina crassicaudata – AMNH: 133249, 139825, 210420, 254511, 254512, 254513; FMNH: 53944; MN: 1292 24447, 24449, 24451, 24452, 24453, 24454, 24455, 24458, 43797; MVZ: 134223, 166101; MZUSP: 1006, 12744, 12748, 14, 20188, 233, 2945, 325, 6469, 7098, 7146, 7147, 7387; OMNH(ARG): 5523; UFSC: 11, 142, 1, 293, 3039, 3, 415, 4, 5, 600, 601, 602, 607, 608, 6, 76, 779, 77, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 87; USNM: 331053, 388420, 388422, 388423; UWZM: 22333, 22418, 22419, 31346.

Marmosa murina – FMNH: 41399, 41400; MVZ: 154760, 154761, 197421, 197422, 197423, 197424, 197425, 197426, 197427, 197428, 197429, 197432, 197433, 197434; MZUSP: 11828, 11829, 21296, 21298, 21299; USNM: 393472, 393473, 393475, 393477, 393486, 393488, 393489, 393492, 393493, 393495, 393496, 393497, 393500, 393503, 393504, 393505, 393516, 393518, 393522, 393524, 461674, 461906, 521433, 543294, 544468, 544473, 544474, 544475, 544476, 544477, 545522, 545523, 545524, 545526, 545527, 545528, 545529, 545530, 545533, 545535, 549292, 549293.

Marmosops noctivagus – AMNH: 230009, 272782, 273051, 68133, 72561, 91351; FMNH: 124608, 169783, 169785, 169786, 169788, 169791, 169792, 169796, 169797, 169799, 19637, 24736, 24740, 46109, 70946, 70949, 70959, 70960; KU: 135100, 144069, 144070, 144071, 144072, 144074, 144075, 144079, 144084, 144085, 157961, 157963, 157964, 157967, 157968; MSB: 57004, 68333, 68334, 68335, 70276, 70277, 70278, 70279, 87091, 87092; MUSM: 14095, 6062, 6063, 6078, 7476; MVZ: 136371, 136373, 168967, 190273, 190274, 190275, 190276, 190277, 190278, 190279, 190280, 190281, USNM 390024; USNM: 461680, 461684, 530908, 582778, 582779, 582780, 588014.

Metachirus nudicaudatus – FMNH: 63759, 63760, 94286, 94287, 94288, 94289, 94290; MN: 10245, 10254, 10269, 10272, 10285, 10287, 10403, 10422, 10423, 10424, 10964, 11290, 11339, 11359, 17182, 26612, 28811, 29951, 42774, 46562, 46909, 5223, 5578, 5580, 5581; MVZ: 182062, 182773, 197591; MZUSP: 1874, 27229, 27230, 29193, 471, 9865, 9875; USNM: 460505, 484019.

Micoureus Regina – FMNH: 124606, 124613, 138852, 19348, 19635, 24137, 24138, 24139, 43179, 46110, 46111, 55467, 65678, 66411, 70962, 70963, 70966, 70968, 75100, 84254, 84255, 87116, 87117, 87118; KU: 144092, 144094, 144095, 144096, 144097, 144098, 144100, 144102, 144103, 144107, 144114, 157974; MUSM: 13005, 14141, 6086, 6087, 6089, 6090, 6096, 6107; MVZ: 136374, 136375, 136376, 136377, 153278, 153281, 154753, 154755, 154758, 154762, 154764, 154766, 157624, 157625, 157628, 157630, 157631, 165931, 172581, 172583, 190319, 190320, 190321, 190325, 190326, 190327, 190329, 190330, 190331.

Monodelphis domestica – FMNH: 123059, 19504, 20246, 20248, 20249, 20250, 20251, 20255, 20256; 1488, 1490, 16348, 16350, 16373, 16392, 16404, 16409, 16447, 16449, 16452, 16476, 16481, 16483, 16485, 16648, 16653, 16819, 16829, 16854, 16886, 16890, 16971, 16972, 17014, 17023, 17098, 17136, 17137, 17144, 17152, 22790, 22813, 22814, 22817, 22820, 22823, 22994, 6721; MSB: 55072, 55847, 55849, 55850, 55852, 55853, 63278, 67022, 67023; MVZ: 144306, 144308, 197457; OMNH: 18584; USNM: 304585, 528402.

Philander opossum – MN: 20004, 20006, 20007, 20008, 20009, 20010, 20011, 20012, 20015, 20016, 20018, 20019, 20021, 20023, 20024, 20025, 20026, 20028, 20029, 20031, 20032, 20035, 20036, 20039, 20050, 20193, 20194, 20196, 20200, 20249, 20250, 29921, 29926, 4791; MZUSP: 17029, 17030, 17069, 17073, 21307, 21310, 25454, 4537, 4543, 4652, 4653, 8967, 8968, 9943.

Thylamys pallidior – FMNH: 51007, 53155, 54255; LSUMZ: 16778, 16779, 16780, MSB 57003; MSB: 87099, 87100, 87101, 87102; MUSM: 16085, 16087, 5805, 5809, 5810, 5811, 5812, 5813, 5814; MVZ: 115634, 116614, 116615, 119911, 119912, 119915, 136248, 136249, 136250, 137585, 139215, 143695, 143696, 145531, 150841, 173938; OMNH: 15254, 15298, 15347, 15348, 15349, MNH 15350, 23480, 23483, 23486, 23489, 23490; OMNH(ARG): 2690, 3112, 3270, 3389, 4603, 4961; USNM: 121157, 236331, 236332, 391776, 541595, 541596, 541597, 541598, 541599, 541600.

Tlacuatzin canescens – AMNH: 13764, 149104, 213751, 2435, 2436, 24894, 24923; KU 100310, 100311, 111364, 111365, 111366, 111368, 33317, 36370, 64601, 64603, 85532, 89198, 89200, 89201, 89202, 89203, 89204, 89205, 89206, 89208, 90579, 90580, 92708, 96413, 96415, 96416, 96953, 96955, 96956, 98875, 98876, 98877; MVZ: 100062, 106849; OMNH: 26642; USNM: 125659, 125925, 508351, 508352, 508354, 511261, 512184, 70238, 88045.