

Potencial Evolutivo e Padrões Morfológicos: O Papel dos Roedores na Compreensão da
Diversificação em Ambientes Heterogêneos

JUAN DAVID ROJAS ARIAS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO-2026

Potencial Evolutivo e Padrões Morfológicos: O Papel dos Roedores na Compreensão da
Diversificação em Ambientes Heterogêneos

JUAN DAVID ROJAS ARIAS

Tese apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como
parte das exigências para a obtenção
do título de doutor em Ecologia e
Recursos Naturais.

Orientadora: Prof. Dra. Caryne Aparecida de Carvalho Braga

Co-orientadora: Prof. Dra. Bárbara Maria de Andrade Costa

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO - 2026

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

A696

Arias, Juan David Rojas.

Potencial Evolutivo e Padrões Morfológicos : O Papel dos Roedores na Compreensão da Diversificação em Ambientes Heterogêneos / Juan David Rojas Arias. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

159 f. : il.

Inclui bibliografia.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2026.

Orientadora: Caryne Aparecida de Carvalho Braga.

Coorientadora: Bárbara Maria de Andrade Costa.

1. Ecomorfologia. 2. Roedores Sigmodontíneos. 3. Caatinga. 4. Isolamento pelo Ambiente. 5. Pressões Seletivas. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

Potencial Evolutivo e Padrões Morfológicos: O Papel dos Roedores na Compreensão da Diversificação em Ambientes Heterogêneos

JUAN DAVID ROJAS ARIAS

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Comissão Examinadora:



Documento assinado digitalmente
JOAO ALVES DE OLIVEIRA
Data: 15/04/2026 11:14:58-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. João Alves de Oliveira (PhD em Zoologia - Texas Tech University) – UFRJ



Documento assinado digitalmente
PABLO RODRIGUES GONCALVES
Data: 17/04/2026 08:09:52-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Pablo Rodrigues Gonçalves (PhD em Zoologia - UFRJ) – UFRJ



Documento assinado digitalmente
CARLOS RAMON RUIZ MIRANDA
Data: 15/04/2026 14:52:59-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Carlos Ramon Ruiz Miranda (PhD em Comportamento animal - University of California) – UENF



Documento assinado digitalmente
BARBARA MARIA DE ANDRADE COSTA
Data: 17/04/2026 11:39:11-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Barbara Maria Andrade Costa (PhD em Genética e Biologia Evolutiva - USP) – Lund University (Coorientadora)



Documento assinado digitalmente
CARYNE APARECIDA DE CARVALHO BRAGA
Data: 17/04/2026 10:04:10-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Caryne Aparecida de Carvalho Braga (PhD em Ecologia - UFRJ) – UENF (Orientadora)

A forma de um objeto é um diagrama de forças; neste sentido, pelo menos, podemos julgar por ela a natureza das forças que atuam sobre ele.

— D'Arcy Wentworth Thompson

AGRADECIMENTOS

Se a evolvabilidade é a capacidade de um organismo gerar variação herdável e adaptativa em resposta a pressões ambientais, posso afirmar que este doutorado foi o maior filtro a que já fui submetido. A minha trajetória até aqui não seguiu jamais a linha de menor resistência; pelo contrário, foi um processo moldado por muitas pressões seletivas, exigindo de mim uma plasticidade que eu nem sabia possuir. Mas, como aprendi, a evolução não é um fenômeno que acontece graças a um indivíduo só, por isso escrevo este texto para a todas as pessoas e instituições envolvidas no desenvolvimento desse doutorado.

Primeiramente, agradeço a Deus e à vida, por terem colocado em meu caminho a trilha da educação e por me permitirem alcançar este nível de conhecimento. Agradeço pelas forças renovadas a cada manhã e por todas as oportunidades que me foram dadas para estar aqui hoje, escrevendo estas linhas.

Agradeço à minha família, que sempre foi a base de tudo. Se não fosse o suporte absoluto de vocês, eu jamais teria cruzado fronteiras para realizar este sonho. Em especial, agradeço à minha mãe, Carolina Arias Marin. Mãe, não existem palavras em nenhum idioma capazes de descrever minha gratidão. Sem o seu esforço, sem o seu sacrifício ajudando-me economicamente e sem o seu apoio psicológico constante, este doutorado não teria sido concluído. Obrigado por acreditar em mim quando nem eu mesmo acreditava, e por ser o motor que impulsionou cada uma das minhas conquistas. Tudo isso é para você.

Agradeço à Juliana Peñalosa Arevalo, minha parceira de vida e meu porto seguro. Obrigado por todo o seu amor e por assumir com tanta dedicação os aspectos do nosso lar, permitindo que eu tivesse tempo para me dedicar a este trabalho. Você foi a minha paz em meio ao caos. Agradeço por me ajudar a manter a tranquilidade, por acalmar meus nervos e, principalmente, por ter me salvado e me resgatado nos momentos mais difíceis de depressão que enfrentei ao longo destes dois anos. Sem a tua luz, o peso teria sido insuportável. Obrigado por não me deixar desistir.

À minha orientadora, a Profa. Caryne Braga, que foi muito mais do que uma guia acadêmica. Você atuou como uma segunda mãe, como uma amiga leal e como uma fonte inesgotável de inspiração desde a minha chegada a este país. Obrigado por me acolher e por me brindar com um apoio que transcendeu as paredes da universidade: apoio acadêmico, psicológico e até econômico nos momentos de aperto. Sua humanidade e generosidade foram vitais para o meu processo e ajudaram a moldar não só a minha tese, mas o meu caráter.

Agradeço à minha coorientadora, Barbara Costa, por ser tão persistente e por elevar a qualidade deste trabalho a um outro nível. Obrigado por trazer tantas informações valiosas, especialmente do ponto de vista morfológico e evolutivo. Agradeço imensamente por me ensinar com paciência e por dedicar tantas horas do seu tempo à correção minuciosa e nas sugestões que deram corpo a esta pesquisa.

Ao Professor João Alves de Oliveira, a quem devo um agradecimento especial pela gentileza e disponibilidade. Obrigado por estar sempre atento e pronto a me ajudar, por abrir as portas e me emprestar as instalações da coleção de mamíferos do Museu Nacional para a realização das fotografias e por me ensinar, com maestria, a forma correta de realizá-las. Agradeço também pelo auxílio incansável na busca de material em bases de dados quando era difícil para mim encontrá-lo. Sua ajuda técnica foi um pilar deste trabalho.

A Jamile Bubaduê e Lucas Carneiro, pois com vocês tive minha primeira aproximação à ecomorfologia. Com a ajuda, os conselhos e a parceria de vocês, esta temática tornou-se mais clara e apaixonante para mim. Obrigado por iluminarem o início deste caminho técnico com tanta boa vontade.

Aos meus grandes amigos Ian Moreira, Guilherme Machado, Amanda Braga e Wendel Dias. Agradeço por serem minha família escolhida aqui no Brasil. Com o apoio acadêmico e a amizade sincera de vocês, minha trajetória pela UENF foi mais leve. Obrigado por estarem encarregados do meu bem-estar e por cada momento de descontração que recarregou minhas energias.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), ao Laboratório Verteco LCA e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, que me acolheram e me brindaram com todos os apoios, infraestrutura e conhecimentos necessários para que eu pudesse enfrentar este desafio.

Agradeço à banca examinadora, composta pelos professores João Alves de Oliveira, Pablo Rodriguez Goncalves e Ramon Ruiz Miranda. Obrigado por tomarem o tempo de ler e corrigir este trabalho e por se apresentarem na defesa da minha tese para aportar suas valiosas e construtivas contribuições.

À FAPERJ e à CAPES, por terem financiado meu doutorado. O suporte dessas instituições foi o que me permitiu viver no Brasil e desenvolver integralmente os projetos apresentados neste trabalho.

À comunidade de estrangeiros, ao grupo de Colombianos em Campos dos Goytacazes e muito especialmente Lilian Guevara e Carlos Revelo, que me acolheram com calor humano e me fizeram sentir perto do meu lar e da minha cultura ao longo destes quatro anos de saudade.

Sumario

Lista de Abreviaturas e Siglas	xi
Lista de Tabelas	xii
Capítulo 2	xii
Lista de Figuras	xiii
Capítulo 1	xiii
Capítulo 2	xiii
Resumo	xv
Abstract	xvi
Estrutura da tese	xvii
1. Introdução geral	18
2. Capítulo 1: O papel dos roedores na formação de nossa compreensão sobre evolvabilidade	22
2.1Resumo	22
2.2Introdução.....	23
Evolvabilidade como um Conceito Multidimensional	23
Usos da evolvabilidade	27
Atributos.....	30
Evolvabilidade e mamíferos	31
Evolvabilidade e roedores	32
2.3 Objetivos	32
2.4 Métodos.....	33
<i>Evolvabilidade e Roedores</i>	33
<i>Atributos</i>	33
2.5Resultados	34
2.6 Conclusões.....	38
2.7 Bibliografia	39
3. Capítulo 2: Impacto de fatores climáticos e geográficos na morfologia craniana de populações de <i>Necomys lasiurus</i> e <i>Cerradomys langguthi</i> no Nordeste do Brasil	46
3.1 Resumo	46
3.2 Introdução.....	47
3.3 Objetivos	53
<i>Especificos</i>	53
3.4 Hipóteses	53
3.5 Materiais e métodos	54

<i>Área de estudo</i>	54
<i>Espécies alvo</i>	56
<i>Captura de imagens</i>	58
<i>Variáveis morfométricas</i>	58
<i>Variáveis de cobertura vegetal</i>	59
<i>Variáveis Climáticas</i>	59
<i>Análises estatísticas</i>	61
3.6 Resultados	63
<i>Variáveis climáticas</i>	63
Varição Morfológica: Dimorfismo Sexual e Diferenças Geográficas	66
3.7 Discussão	83
3.8 Bibliografia	87
Anexo 1	96
Anexo 2	100
Anexo 3	103
Anexo 4	106
Discussão Geral	137
Considerações Finais	141
Bibliografia Geral	142

Lista de Abreviaturas e Siglas

AG: Agreste

AICc: Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras

ANOVA: Análise de Variância

BIO 1-19: Variável bioclimática de WorldClim

CAPES: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

CS: Tamanho do Centroide

Evo-Devo: Biologia Evolutiva do Desenvolvimento

FAPERJ: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

GPA: Análise Generalizada de Procrustes

IBD: Isolamento pela Distância

IBE: Isolamento pelo Ambiente

IBGE: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística

IMC: Índice de Massa Corporal

LCA: Laboratório de Ciências Ambientais

LogCS: Logaritmo do Tamanho do Centroide

MN: Museu Nacional

PC: Componente Principal

PCA: Análise de Componentes Principais

PCNM: Análise de Componentes Principais de Matrizes Vizinhas

SNP: Serviço Nacional de Peste

ST: Sertão

UFRJ: Universidade Federal do Rio de Janeiro

VA: Variância Genética Aditiva

ZM: Zona da Mata

Lista de Tabelas

Capítulo 2

- **Tabela 1.** Distribuição dos espécimes de *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* analisados no presente estudo, depositados na coleção do Museu Nacional (MN/UFRJ), organizados por mesorregião e município de procedência.
- **Tabela 2.** Variáveis ambientais disponíveis no banco de dados Worldclim.
- **Tabela 3.** ANOVA fatorial para tamanho do crânio (LogCS) em *C. langguthi* e *N. lasiurus*.
- **Tabela 4.** ANOVA fatorial para a forma do crânio, representada pelos três primeiros eixos da Análise de Componentes Principais para *C. langguthi* e *N. lasiurus*.
- **Tabela 5.** ANOVA fatorial para a variação no tamanho do crânio (LogCS) de *C. langguthi* e *N. lasiurus*, em relação ao sexo e município.
- **Tabela 6.** ANOVA fatorial para a variação na forma do crânio para *C. langguthi* e *N. lasiurus*.
- **Tabela 7.** Resultados dos testes de Mantel correlacionando as matrizes de dissimilaridade morfológica com as matrizes de dissimilaridade ambiental (Isolamento pelo Ambiente - IBE) e distância geográfica (Isolamento pela Distância - IBD) para as espécies *N. lasiurus* e *C. langguthi*.

Lista de Figuras

Capítulo 1

- **Figura 1.** Paisagem adaptativa hipotética para dois Atributos (de Marroig e Cheverud, 2009).
- **Figura 2.** Número de publicações por ano sobre evolvabilidade ou termos relacionados e roedores nos últimos 20 anos.
- **Figura 3.** Número de publicações usando apenas a palavra evolvabilidade e Roedores nos últimos 20 anos.
- **Figura 4.** Número de Publicações sobre Evolvabilidade e Roedores, e os Atributos em que se concentram.

Capítulo 2

- **Figura 1.** Localização da área de estudo.
- **Figura 2.** Posições de marcos anatômicos (landmarks) no crânio de *C. langguthi*.
- **Figura 3.** Análises de componentes principais para as variáveis climáticas dos municípios estudados.
- **Figura 4.** Biplot, Análise de Componentes Principais relacionando os municípios estudados com as variáveis de cobertura vegetal.
- **Figura 5.** Variação categórica no tamanho do crânio (Log CS) para *Cerradomys langguthi*.
- **Figura 6.** Variação categórica e dimorfismo sexual no tamanho do crânio (Log CS) de *Necromys lasiurus*.
- **Figura 7.** Variação categórica na forma do crânio (PC1) de *Cerradomys langguthi*.
- **Figura 8.** Variação categórica na forma do crânio (PC1) de *Necromys lasiurus*.
- **Figura 9.** Variação contínua do tamanho do crânio (Log CS) para *C. langguthi*.
- **Figura 10.** Variação geográfica contínua no tamanho (Log CS) de *Necromys lasiurus*.
- **Figura 11.** Variação geográfica na forma do crânio de *C. langguthi* em escala contínua.
- **Figura 12.** Variação da forma do crânio (PC1) de *N. lasiurus* em escala contínua.

- **Figura 13.** Importância relativa média das variáveis preditoras na explicação da variação morfológica de crânio e mandíbula em *C. langguthi*.
- **Figura 14.** Importância relativa média das variáveis preditoras na explicação da variação morfológica de crânio e mandíbula em *N. lasiurus*.

Resumo

A capacidade das populações de persistir e se diversificar em paisagens heterogêneas depende do seu potencial evolutivo e da organização da variação fenotípica disponível. Esta tese integra uma revisão teórica sobre evolvabilidade com uma investigação empírica da morfologia craniana em roedores neotropicais, utilizando o semiárido brasileiro como laboratório natural. No primeiro capítulo, sistematizamos o conceito multidimensional de evolvabilidade, definindo como a disposição para gerar variação herdável sobre a qual a seleção pode atuar, e exploramos como mecanismos genéticos, epigenéticos e de desenvolvimento interagem para moldar o potencial adaptativo. A revisão bibliográfica demonstrou que, embora os roedores constituam modelos ideais devido aos seus ciclos de vida curtos e diversidade ecológica, a maioria dos estudos atuais privilegia abordagens teóricas ou focadas em traços de história de vida, deixando uma lacuna significativa sobre como a variação morfológica se estrutura empiricamente em populações naturais sujeitas a pressões ambientais reais.

Reconhecendo que a expressão da evolvabilidade é dependente do contexto ecológico, o segundo capítulo busca identificar quais pressões seletivas e filtros espaciais estruturam essa variação fenotípica em duas espécies, *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi*. Ao investigar a resposta morfológica ao longo de gradientes climáticos e de vegetação no Nordeste do Brasil, as análises de Mantel e a seleção de modelos demonstraram a preponderância do Isolamento pelo Ambiente sobre o Isolamento pela Distância. Esse resultado indica que as condições locais de vegetação e clima atuam como as pressões seletivas primárias na escultura da forma craniana. Além disso, observamos estratégias distintas para o tamanho corporal. Enquanto *N. lasiurus* retém uma forte assinatura espacial histórica, *C. langguthi* ajusta suas dimensões diretamente à produtividade local. Concluimos que, embora os gradientes ambientais definam o cenário seletivo para a forma do crânio, a evolução do tamanho corporal segue trajetórias específicas, revelando que a história biogeográfica de cada linhagem pode restringir ou direcionar a resposta adaptativa de maneira distinta.

Palavras-chave: Ecomorfologia; Roedores Sigmodontíneos; Caatinga; Isolamento pelo Ambiente; Pressões Seletivas.

Abstract

The capacity of populations to persist and diversify in heterogeneous landscapes depends on their evolutionary potential and the organization of available phenotypic variation. This thesis integrates a theoretical review on evolvability with an empirical investigation of cranial morphology in Neotropical rodents, using the Brazilian semi-arid as a natural laboratory. In the first chapter, we systematize the multidimensional concept of evolvability, defining it as the disposition to generate heritable variation upon which selection can act, and we explore how genetic, epigenetic, and developmental mechanisms interact to shape the adaptive potential. The bibliographic review demonstrated that, although rodents constitute ideal models due to their short life cycles and ecological diversity, the majority of current studies privileges theoretical approaches or those focused on life-history traits, leaving a significant gap regarding how morphological variation is empirically structured in natural populations subject to real environmental pressures.

Recognizing that the expression of evolvability is dependent on the ecological context, the second chapter seeks to identify which selective pressures and spatial filters structure this phenotypic variation in two species, *Necomys lasiurus* and *Cerradomys langguthi*. By investigating the morphological response along climatic and vegetation gradients in Northeast Brazil, the Mantel analyses and model selection demonstrated the preponderance of isolation by environment over isolation by distance. This result indicates that local vegetation and climate conditions act as the primary selective pressures in the sculpting of cranial shape. Furthermore, we observed distinct strategies for body size. While *N. lasiurus* retains a strong historical spatial signature, *C. langguthi* adjusts its dimensions directly to local productivity. We conclude that, although environmental gradients define the selective scenario for skull shape, the evolution of body size follows specific trajectories, revealing that the biogeographic history of each lineage can constrain or direct the adaptive response in a distinct manner.

Keywords: Ecomorphology; Sigmodontine Rodents; Caatinga; Isolation by Environment; Selective Pressures.

Estrutura da tese

Esta tese é composta de:

Uma introdução geral: apresenta uma visão geral sobre os temas que serão discutidos nos capítulos 1 e 2.

Dois capítulos: cada um contém seu próprio resumo, introdução, métodos, resultados, discussão e conclusão.

- **O primeiro capítulo** apresenta uma revisão sistemática e teórica sobre o conceito de evolvabilidade, explorando suas múltiplas dimensões (variabilidade genética, plasticidade fenotípica, restrições, entre outras) e analisando como os roedores têm sido utilizados para compreender o potencial evolutivo. A revisão identifica as principais lacunas no conhecimento atual, demonstrando a escassez de estudos empíricos focados na variação morfológica em contextos ecológicos reais.
- **O segundo capítulo** investiga empiricamente como fatores climáticos, de vegetação e espaciais influenciam o tamanho e a forma do crânio de duas espécies de roedores simpátricos (*Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi*) ao longo de gradientes ambientais em 10 municípios do Nordeste do Brasil. O estudo testa a preponderância do isolamento pelo ambiente (IBE) sobre o isolamento pela distância (IBD) na estruturação da morfologia craniana, revelando estratégias evolutivas distintas para o tamanho e a forma em resposta ao mosaico ambiental do semiárido.

Uma discussão geral: apresenta uma síntese dos principais resultados descritos nos capítulos 1 e 2.

Considerações finais: apresenta as principais lacunas que foram preenchidas nos capítulos dessa tese e as sugestões de estudos futuros

1. Introdução geral

A diversidade biológica que observamos na região Neotropical é o produto de uma interação dinâmica e contínua entre a história profunda das linhagens e as pressões ecológicas contemporâneas (Essl et al., 2015; Spangenberg, 2007). Para compreender como os organismos persistem e se diversificam em paisagens complexas, a biologia evolutiva moderna utiliza ferramentas para transitar entre duas escalas fundamentais: a compreensão teórica do potencial das espécies para variar, e a análise empírica de como essa variação é moldada pelos filtros ambientais (Pigliucci, 2008a; Schluter, 2000). Esta tese foi construída sobre essa dualidade, utilizando os roedores como o modelo biológico para integrar uma revisão conceitual necessária com uma investigação ecomorfológica detalhada no semiárido brasileiro.

O ponto de partida desta investigação reside na constatação de que a capacidade de adaptação não é uniforme entre os táxons. O conceito de evolvabilidade, ou a disposição de um sistema biológico para gerar variação herdável e adaptativa, emergiu como uma peça-chave para explicar por que algumas linhagens irradiam explosivamente enquanto outras permanecem estáticas ou se extinguem (Hansen, 2006; Wagner; Altenberg, 1996). Surgido inicialmente no livro do Thomson (1932) e popularizado por Dawkins e Langton (1989), o termo evoluiu para abranger múltiplas dimensões interconectadas, incluindo variabilidade genética, variância aditiva (VA), herança epigenética, plasticidade fenotípica, canalização, robustez, modularidade, epistasia e restrições evolutivas (Brigandt, 2007; Brown, 2014b; Nuño de la Rosa, 2017). No entanto, a literatura sobre o tema tem se fragmentado em múltiplas definições, muitas vezes restritas à genética quantitativa teórica ou à biologia do desenvolvimento, distanciando-se da realidade ecológica dos organismos (Nuño de la Rosa, 2017). O primeiro capítulo desta tese nasce dessa necessidade de síntese. Nele, buscamos organizar o arcabouço teórico da evolvabilidade, mas com um direcionamento específico: demonstrar por que os roedores, com seus ciclos de vida curtos, altas taxas de mutação e plasticidade ecológica, constituem modelos ideais para estudos que visem conectar a teoria evolutiva à biologia de campo (Lessa; Cook; Patton, 2003).

O crescimento exponencial de publicações sobre evolvabilidade reflete seu potencial para unir biologia evolutiva, ecologia e Evo-Devo, com mais de 1.000 artigos indexados entre 2004-2024 (Hansen et al., 2023; Nuño de la Rosa, 2017). Aplicações em conservação destacam como baixa evolvabilidade compromete a resiliência de espécies ameaçadas (Feiner; Brun-Usan; Uller, 2021), enquanto na medicina explica a evolução de patógenos resistentes (Pienta et al., 2020). Em ecologia, o foco recai sobre divergência fenotípica em gradientes ambientais, onde maior evolvabilidade associa-se a maior diferenciação populacional, embora a seleção estabilizadora possa limitar taxas evolutivas mesmo em atributos altamente variáveis (Holstad et al., 2024; Houle et al., 2017). Atributos morfológicos cranianos são especialmente informativos, pois integram seleção funcional com restrições de desenvolvimento, exibindo alta evolvabilidade em roedores (Renaud; Pantalacci; Auffray, 2011; Zelditch; Swiderski, 2023a).

Entre vertebrados, roedores emergem como modelos paradigmáticos para estudos de evolvabilidade ecológica, graças à sua diversidade (2.552 espécies globais), ciclos de vida curtos e distribuição em gradientes ambientais extremos (Burgin et al., 2018; Fabre et al., 2012). Estudos em sigmodontíneos neotropicais sugerem que a morfologia craniana responde a variações climáticas e de habitat, com diferenças em rostro e mandíbula associadas a dietas e substratos e pressões ambientais (Caccavo; Oliveira, 2016; Maestri et al., 2016a). Na Caatinga, gradientes de temperatura, precipitação e cobertura vegetal (hiperxerófila a subperenifólia) impõem filtros seletivos intensos, promovendo divergência intra e inrterespecífica (Braga et al., 2016; Caccavo et al., 2021; Sobral; De Oliveira, 2023).

Contudo, reconhecer o potencial teórico de um grupo biológico é apenas o primeiro passo. Para que a evolução morfológica ocorra, esse potencial deve ser confrontado com pressões seletivas reais. É aqui que a conexão com o segundo capítulo se estabelece, não através de um teste direto de evolvabilidade, mas através da caracterização do "cenário ecológico" onde a evolução ocorre. Sem compreender quais variáveis ambientais (temperatura, chuva, vegetação) estão efetivamente exercendo pressão sobre o fenótipo, é difícil fazer inferências ou discussões sobre potencial evolutivo das espécies. Portanto, movemos o foco da teoria para a paisagem tangível do Nordeste do Brasil, uma região marcada por gradientes abióticos

severos que impõem desafios fisiológicos e mecânicos constantes à fauna (Ab'Saber, 1974; Prado, 2003).

Neste contexto empírico, a morfologia craniana assume papel central. O crânio não é apenas uma estrutura óssea, mas uma interface funcional crítica para a obtenção de recursos e processamento sensorial (Fostowicz-Frelik; Tseng, 2023; Moore, 1981). Em ambientes sazonalmente secos como a Caatinga e suas transições para a Mata Atlântica, a disponibilidade de alimento e a termorregulação são fatores limitantes (Magnusson et al., 2021). O segundo capítulo explora como duas espécies, *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi*, respondem a esses desafios. Ao contrário de abordagens que focam apenas no isolamento geográfico, nossa análise priorizou a identificação de preditores ambientais específicos através de seleção de modelos. A distinção entre isolamento pela distância (IBD) e pelo ambiente (IBE) também é crucial para interpretar padrões morfológicos em tais paisagens (Wang; Bradburd, 2014). IBD ocorre quando similaridade fenotípica decresce com distância geográfica por deriva genética e limitação de dispersão, enquanto IBE reflete filtros ambientais que geram adaptações locais independentes da geografia (Wang; Bradburd, 2014; Weber et al., 2017). Em roedores de baixa dispersão, IBE predomina em biomas heterogêneos como a Caatinga, onde dissimilaridade craniana correlaciona-se mais com diferenças climáticas do que com IBD (De Góes Maciel et al., 2024; Quiroga-Carmona; Teta; D'Elía, 2023). Tamanho craniano tende a ser mais lábil, respondendo a ecofisiologia via alometria, enquanto forma reflete integrações modulares mais conservadas (Böhmer; Böhmer, 2017; Cardini; Polly, 2013; Marcy et al., 2024).

A aplicação de Morfometria Geométrica permite decompor o fenótipo em tamanho e forma, revelando que essas dimensões podem responder a vetores distintos (Hipsley; Müller, 2017; Klingenberg, 2016; Martínez et al., 2014). Enquanto o tamanho corporal muitas vezes reflete a produtividade primária local e o balanço energético, alinhando-se a previsões ecogeográficas clássicas como a regra do recurso (McNab, 2010; Yom-Tov; Geffen, 2006), a forma do crânio pode estar mais intimamente ligada a demandas biomecânicas impostas por tipos específicos de vegetação e dieta (Monteiro; Nogueira, 2010).

Essas problemáticas conceituais e empíricas demandam revisões sistemáticas que esclareçam dimensões da evolvabilidade em roedores e investigações que quantifiquem contribuições relativas de variáveis ambientais versus espaciais na variação craniana de espécies da Caatinga. Lacunas persistem quanto à frequência de atributos morfológicos em estudos de evolvabilidade e à predominância de IBE em sigmodontíneos sob gradientes semiáridos, justificando abordagens integradas que unam teoria evolutiva a dados morfométricos de alta resolução. Em síntese, a presente tese propõe uma articulação entre a fundamentação teórica do potencial evolutivo e a caracterização empírica da diversidade morfológica. Enquanto o primeiro capítulo sistematiza o conceito de evolvabilidade e justifica a relevância dos roedores como modelos de estudo, o segundo capítulo investiga os padrões de variação fenotípica que emergem sob a influência de gradientes ambientais. Juntos, estes componentes fornecem uma perspectiva integrada: de um lado, a base conceitual necessária para compreender a capacidade de mudança das linhagens; do outro, a evidência material de que, no semiárido brasileiro, as condições climáticas e de vegetação desempenham um papel central na estruturação da morfologia dos roedores sigmodontíneos.

2. Capítulo 1: O papel dos roedores na formação de nossa compreensão sobre evolvabilidade

2.1 Resumo

O conceito de evolvabilidade está sujeito a muitas controvérsias devido à amplitude de significados que adquiriu em diferentes áreas como ecologia, genética, biologia evolutiva e biologia do desenvolvimento, entre outras. No entanto, a evolvabilidade nessas áreas está sempre relacionada à capacidade ou disposição das populações de evoluir e se adaptar ao ambiente em que vivem. Nos últimos 20 anos, houve um aumento notável no número de publicações sobre evolvabilidade, e os vertebrados são modelos promissores para estudar como os fatores ecológicos (clima, interações comportamentais, geografia, entre outros) influenciam o potencial evolutivo das espécies e, conseqüentemente, sua evolução. Entre os vertebrados, os mamíferos, especialmente os roedores, se destacam devido a vários atributos-chave: sua vida relativamente curta, que permite muitas gerações em um curto período; seu amplo nicho ecológico, que lhes permite habitar quase qualquer ambiente; e sua abundância, na natureza assim como em coleções biológicas. Portanto, o objetivo desta revisão é analisar o conceito de evolvabilidade, explorar os conceitos com os quais muitas vezes está associado ou confundido, examinar as aplicações da evolvabilidade na ecologia e avaliar o papel que os roedores desempenham nos estudos ecológicos de evolvabilidade. Também examinaremos as perspectivas atuais sobre os estudos ecológicos de evolvabilidade em roedores.

2.2 Introdução

Evolvabilidade como um Conceito Multidimensional

Evolvabilidade refere-se à capacidade de um sistema biológico, como uma população, espécie ou genoma, de gerar variação fenotípica herdável que responde à seleção natural (Hansen; Pélabon; Houle, 2011; Houle, 1992). É um termo crucial para entender os mecanismos que fundamentam a diversidade e a complexidade da vida (Houle; Rossoni, 2022). De acordo com Nuño de la Rosa (2017), o termo evolvabilidade apareceu pela primeira vez em 1932 em um livro do naturalista John Arthur Thomson. Thomson, descreveu a evolvabilidade como "a capacidade de um organismo de influenciar sua própria evolução, selecionando estímulos, movendo-se de um ambiente para outro, ou 'moldando-se por seus próprios esforços'". No entanto, foi somente após 1989, quando Richard Dawkins apresentou seu trabalho no workshop "Proceedings of An Interdisciplinary Workshop On The Synthesis And Simulation Of Living Systems", que o termo ganhou amplo reconhecimento como um conceito referente ao potencial evolutivo.

Desde então, e até hoje, a evolvabilidade tem sido conceituada de várias maneiras para atender às necessidades específicas de diferentes áreas de estudo, bem como para refletir as propriedades intrínsecas dos organismos aos quais é aplicada (Brigandt, 2007; Brown, 2014a; Pigliucci, 2008b; Villegas et al., 2021). Em biologia evolutiva, por exemplo, é usada para descrever a capacidade de uma população de gerar variabilidade genética fornece a base sobre a qual a seleção natural pode levar as populações a cruzar vales adaptativos e atingir novos picos de adaptação (Hansen et al., 2023; Villegas et al., 2021). Em biologia evolutiva do desenvolvimento (Evo-Devo), explora-se como a plasticidade fenotípica permite que as espécies respondam às mudanças ambientais sem alterar seu genoma (Pigliucci, 2008b; Sniegowski; Murphy, 2006; Sterelny, 2007). Adicionalmente, no campo do desenvolvimento, a evolvabilidade também tem sido discutida em relação a mecanismos epigenéticos que podem modular a plasticidade e a variação fenotípica, influenciando a resposta das populações à seleção, embora a manutenção transgeracional estável desses efeitos em vertebrados permaneça controversa (Brown, 2014a; Villegas et al., 2021). No campo da ecologia, utilizam-se conceitos provenientes tanto da biologia evolutiva quanto da Evo-devo. Geralmente, busca-se desvendar os mecanismos subjacentes que permitem ou restringem a

adaptação dos organismos aos seus ambientes, com o fim de compreender melhor o processo evolutivo e desenvolver estratégias eficazes de conservação (Assis et al., 2022; Brito et al., 2018; Garant et al., 2005; Love et al., 2022). Essas dimensões interagem para dar diferentes propriedades ao conceito de evolvabilidade. No entanto, devido a uma falta de sistematização nas definições dessas dimensões, é comum encontrar trabalhos nos quais o conceito de evolvabilidade é confundido ou substituído pela definição de outro (Hansen et al., 2023; Hansen; Pélabon; Houle, 2011; Maser; Trotter, 2010; Sterelny, 2007). Por isso, o objetivo deste capítulo centra-se em determinar o que é evolvabilidade para os fins deste trabalho, fornecer um guia das dimensões que participam da evolvabilidade e, finalmente, determinar como os roedores têm contribuído como modelos de estudo no campo da evolvabilidade.

Algumas das dimensões que interagem na definição do conceito de evolvabilidade são:

Variabilidade genética: A relação entre variabilidade genética e evolvabilidade é uma interação complexa. A variabilidade genética serve como base para a evolução adaptativa, permitindo que as populações respondam às mudanças ambientais (Mather, 1943). A variação genética também aumenta a probabilidade de mutações benéficas e novos atributos, que podem melhorar a aptidão e as chances de sobrevivência de um organismo (Brookfield, 2009). A evolvabilidade, então, é influenciada pela variabilidade genética, mas também por outros fatores que seguiremos definindo.

Variância genética aditiva (VA): É a porção da variância genética em uma característica que resulta da soma dos efeitos individuais dos alelos, permitindo que os atributos sejam herdados de forma previsível dos pais para os filhos (Visser et al., 2015). É crucial para medir a evolvabilidade porque influencia diretamente a herdabilidade, determinando quão efetivamente uma população pode responder à seleção natural.

Herança epigenética: É a transmissão de mudanças na expressão gênica induzidas pelo ambiente e pelo fenótipo sem alterar as sequências de DNA subjacentes (Earl; Deem, 2004; Hansen; Pélabon; Houle, 2011). Fatores como o ambiente, a dieta, as estações do ano, entre outros, podem modificar a expressão do genótipo já existente dentro de uma espécie e produzir mudanças em seu fenótipo que serão herdadas (Alam et al., 2012; Bollati; Baccarelli, 2010; Guerrero-Bosagna; Skinner, 2012). Essa forma de herança fornece informações adicionais que podem influenciar o fenótipo e a adaptação de um organismo

(Bollati; Baccarelli, 2010). A principal diferença é que a herança epigenética não altera as sequências de DNA, excluindo a necessidade de mutação, outro aspecto importante no potencial de longo prazo para a evolução adaptativa.

Plasticidade fenotípica: Permite que os indivíduos mudem seu fenótipo em resposta ao ambiente sem a necessidade de mutações genéticas, aumentando as chances de sobrevivência e reprodução (DeWitt; Sih; Wilson, 1998; Miner et al., 2005). A plasticidade fenotípica pode ser vista como uma forma de “*evolvabilidade de curto prazo*”, pois permite que os organismos ajustem seu fenótipo para enfrentar o ambiente. No entanto, na plasticidade fenotípica não estão envolvidas mudanças genéticas que são cruciais para o potencial de longo prazo para a evolução adaptativa, e esta é a principal diferença entre plasticidade e evolvabilidade (Lee et al., 2022). Adicionalmente, há um debate em andamento sobre o papel da plasticidade fenotípica na contribuição para o potencial evolutivo das espécies, dependendo do tipo de ecossistema. Hipotetiza-se que, em ecossistemas altamente variáveis, a plasticidade fenotípica aumenta a sobrevivência das espécies, fornecendo atributos flexíveis que podem se ajustar às mudanças ambientais. Por outro lado, em ecossistemas mais estáveis, atributos com alta plasticidade fenotípica podem criar barreiras ou restrições à evolução, pois a seleção natural pode favorecer fenótipos que não são necessariamente ótimos para a adaptação (DeWitt; Sih; Wilson, 1998; Draghi; Whitlock, 2012; Murren et al., 2015). Em um experimento com *Bacillus subtilis* para avaliar a esporulação em ambiente constante, a capacidade plástica de esporular foi perdida ao longo de 6000 gerações, principalmente devido à degradação mutacional. Este resultado ilustrou como um ambiente estável pode levar à perda de uma característica plástica, o que, por sua vez, limitaria a capacidade adaptativa da população (DeWitt; Sih; Wilson, 1998).

Canalização: Refere-se à capacidade de um sistema biológico de produzir fenótipos consistentes apesar de variações genéticas ou flutuações ambientais (Salazar-Ciudad, 2007). Está intimamente relacionada à robustez e aumenta a evolvabilidade, garantindo que as espécies mantenham suas características adaptativas enquanto permitem a diversidade genética e a exploração de novas adaptações em ambientes estáveis (Salazar-Ciudad, 2007).

Robustez: O propósito da robustez para a evolvabilidade é garantir que os organismos mantenham sua aptidão apesar de variações genéticas ou perturbações ambientais (Wagner,

2008, 2022). A robustez pode potencializar a evolução ao permitir o acúmulo de variação genética críptica; essa variação, fenotipicamente neutra em condições normais, pode ser posteriormente revelada sob novo estresse seletivo, fornecendo o substrato para uma rápida adaptação e inovação. Contudo, por outro lado, a mesma propriedade pode restringir a evolvabilidade, pois mecanismos como a canalização do desenvolvimento suprimem a variação fenotípica sobre a qual a seleção natural atua, podendo assim limitar o potencial adaptativo de uma população diante de mudanças ambientais futuras (Masel; Trotter, 2010).

Modularidade: Refere-se à organização dos atributos em unidades discretas e funcionalmente independentes (módulos). A modularidade é uma propriedade variacional dos organismos biológicos e está relacionada à evolvabilidade, seguindo a premissa de que a organização modular favoreceria a capacidade de gerar variabilidade fenotípica para adaptação, permitindo a mudança de um módulo sem perturbar o organismo inteiro (Hansen, 2003). A principal diferença entre modularidade e evolvabilidade é que, para esta última, o conceito de integração genética também é considerado. Ou seja, nem todos os genes atuam como módulos funcionais diferentes, mas alguns deles estão fortemente ligados e a pressão ambiental favorece a herdabilidade desses genes combinados (Salazar-Ciudad, 2007).

Epistasia: Refere-se à interação entre genes em diferentes loci, onde o efeito de um gene (ou alelo) em um fenótipo depende da presença de um ou mais 'genes modificadores' (Carter; Hermisson; Hansen, 2005). A epistasia, especialmente a epistasia direcional, desempenha um papel crucial na modelagem de caminhos evolutivos, influenciando como as mutações interagem em diferentes loci genéticos. Isso, por sua vez, afeta a capacidade geral dos atributos para evoluir (Bourg et al., 2024).

Restrições: Limitações que impedem os organismos de evoluir de certas maneiras (Gould, 1989). Essas restrições moldam os caminhos que a evolução pode tomar, restringindo a direção das mudanças. As restrições são frequentemente consideradas como evolvabilidades condicionais. Esse conceito lida com o potencial de mudança evolutiva de maneiras diversas, o primeiro limitando e o segundo impulsionando (Brigandt, 2007; Hansen, 2003; Marroig; Cheverud, 2010). Entender isso é crucial, pois destaca que, embora as restrições possam limitar a direção da evolução, elas também ajudam a moldar o potencial evolutivo dos

organismos, definindo os limites dentro dos quais a seleção natural opera (Brigandt, 2007; Klingenberg, 2005).

A partir dessas considerações e para os efeitos deste trabalho determinamos um conceito unificado de evolvabilidade como a “*disposição de um organismo para gerar variação genética herdável sobre a qual a seleção natural pode atuar*”. Este conceito é fundamental para entender como as populações se adaptam a ambientes em mudança ao longo do tempo (Hansen, 2003; Pigliucci, 2008b; Sterelny, 2007). A evolvabilidade abrange vários fatores, incluindo a arquitetura genética das populações, os mecanismos que produzem variação genética e as restrições e facilitadores da mudança evolutiva (Brown, 2014b; Houle; Rossoni, 2022; Pigliucci, 2008b; Radman; Matic; Taddei, 1999; Wagner, 2008). Essa capacidade não se refere apenas à geração imediata de variação, mas também ao potencial de mudança evolutiva futura, tornando-a um aspecto crítico da adaptabilidade e sobrevivência a longo prazo em ecossistemas flutuantes.

Usos da evolvabilidade

As aplicações do estudo da evolvabilidade na ciência são vastas. Na biologia evolutiva, entender a evolvabilidade ajuda a explicar o potencial adaptativo das espécies, lançando luz sobre a dinâmica da seleção natural e da especiação. Na biologia da conservação, os insights sobre a evolvabilidade são cruciais para o desenvolvimento de estratégias para preservar a diversidade genética e aumentar a resiliência de espécies ameaçadas de extinção (Casetta; Marques Da Silva; Vecchi, 2019; Feiner; Brun-Usan; Uller, 2021; Minelli, 2019). Além disso, na medicina, os conceitos de evolvabilidade são aplicados para entender a evolução de patógenos e células cancerígenas, auxiliando no desenvolvimento de tratamentos mais eficazes e medidas preventivas (Pienta et al., 2020; Tian et al., 2011). De modo geral, o estudo da evolvabilidade faz a ponte entre a teoria evolutiva fundamental e as aplicações práticas em diversos campos científicos.

No entanto, no campo dos estudos ecológicos, a evolvabilidade desempenha um papel fundamental. É essencial entender quais características ambientais e geográficas podem modificar o potencial evolutivo das espécies. Esse entendimento tem inúmeras aplicações, como discutiremos a seguir.

Evolvabilidade em ecologia

Estudos empíricos sobre evolvabilidade em ecologia são escassos porque o acesso a material de amostra suficiente, sujeito a diversas condições ambientais ao longo de múltiplas gerações, é limitado. Consequentemente, a maioria dos estudos foca em simulações de modelos com populações hipotéticas feitas em computadores (Hansen et al., 2023).

Em estudos ecológicos, o objetivo é a evolução adaptativa. Os estudos geralmente visam determinar quais fatores ecológicos afetam positiva ou negativamente o potencial evolutivo (evolvabilidade). Na pesquisa ecológica, o foco está frequentemente em entender como a evolução adaptativa acontece, particularmente identificando quais fatores ecológicos promovem ou limitam o potencial evolutivo das populações.

Um conceito-chave nesse contexto é a divergência fenotípica, que se refere às diferenças nos atributos entre populações ou espécies. Essa divergência se torna especialmente importante ao estudar gradientes ecológicos (situações em que as condições ambientais, como temperatura, disponibilidade de recursos ou estrutura do habitat, mudam gradualmente ao longo de uma paisagem). Esses gradientes podem criar diferentes pressões de seleção, impulsionando a adaptação local e levando a diferenças notáveis nos atributos entre as populações.

Alguns estudos encontraram uma correlação positiva entre evolvabilidade e divergência fenotípica, sugerindo que populações com maior divergência estão mais bem equipadas para se adaptar em resposta às mudanças ambientais. No entanto, ainda há um debate em andamento sobre se a evolvabilidade pode prever de forma confiável padrões evolutivos em larga escala, como os observados em longas escalas de tempo ou entre espécies (Cheverud, 2017; Holstad et al., 2024; Houle et al., 2017; Uyeda; McGlothlin, 2024).

Holstad et al., (2024) mostram que uma maior evolvabilidade está ligada a uma maior divergência entre populações e espécies. Isso implica que um maior potencial evolutivo aumentaria as diferenças entre populações e espécies, sugerindo que a evolvabilidade é um fator importante tanto para a microevolução quanto para a macroevolução. Eles também argumentam que essa relação surge porque as restrições genéticas moldam as capacidades das populações de responder a flutuações ambientais rápidas e cíclicas. Em outras palavras,

atributos com maior evolvabilidade podem responder mais eficazmente à seleção flutuante, levando a uma maior divergência fenotípica ao longo do tempo.

No entanto, outros pesquisadores, como Houle et al., (2017), argumentaram que a evolvabilidade por si só não pode explicar completamente a divergência macroevolutiva. Em seu estudo sobre a evolução dos padrões das asas de moscas, Cheverud, (2017) observa que as mudanças nos padrões das veias das asas ocorrem lentamente, apesar da alta evolvabilidade desses atributos. Essa descoberta sugere que a seleção estabilizadora, que favorece fenótipos intermediários, pode limitar as taxas evolutivas mesmo para Atributos com alta propensão a se modificar.

Adicionalmente, autores como Schluter, (1996) argumentam que a direção da divergência também é influenciada por covariâncias genéticas entre os Atributos. Ele propõe que a divergência segue primariamente "linhas de menor resistência genética", definidas pela direção da máxima variação genética aditiva. Este conceito sugere que a seleção natural nem sempre pode impulsionar a evolução em qualquer direção devido a restrições genéticas, que limitam os caminhos evolutivos a regiões de maior variância genética. Isso é ilustrado na Figura 1, onde a paisagem adaptativa demonstra como as respostas evolutivas são mais restritas em áreas de restrição, guiando a divergência ao longo de caminhos de menor resistência genética.

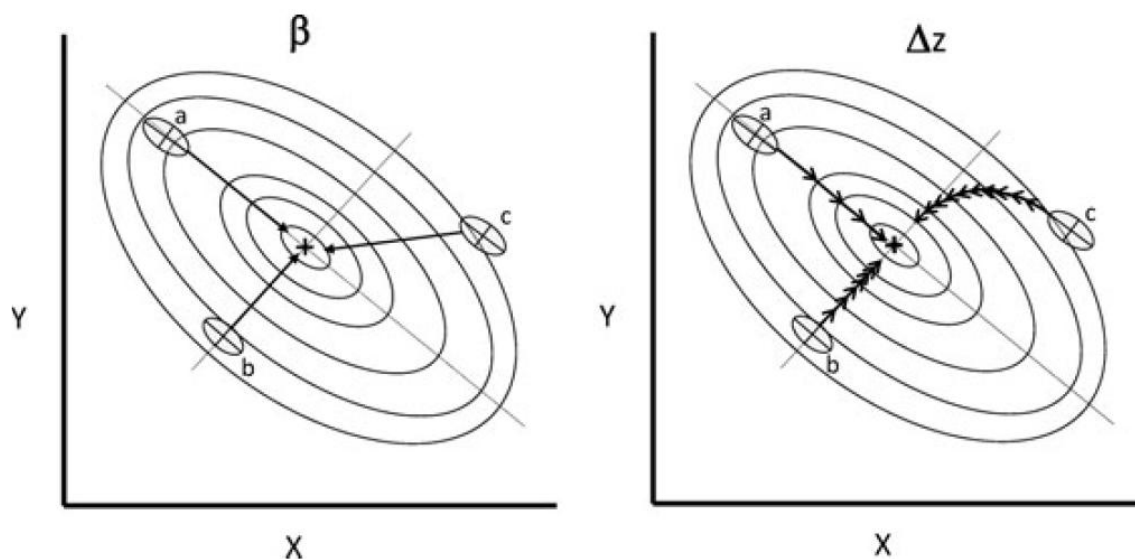


Figura 1: Paisagem adaptativa hipotética para dois Atributos (de Marroig e Cheverud, 2009). A cruz marca o pico adaptativo, e as linhas ovais representam isoclinas de aptidão. As populações A, B e C são mostradas com

seus padrões de variância/covariância (elipses cinzas). Os eixos longo e curto das elipses indicam as principais direções de evolvabilidade ($g_{\max}$ e g_2). Esquerda: gradientes de seleção (β). Direita: respostas evolutivas (Δz), com setas mostrando direção e magnitude. A figura ilustra como a evolvabilidade guia a seleção natural ao longo de caminhos de menor resistência.

Atributos

Para conduzir estudos ecológicos sobre evolvabilidade, é crucial considerar cuidadosamente os atributos a serem estudados dentro de uma espécie. Esses Atributos — sejam morfológicos, genéticos ou de história de vida, entre outros — são essenciais para determinar vários aspectos da evolução de um organismo. Por exemplo, eles podem lançar luz sobre a força da seleção natural e a importância na determinação da sobrevivência e subsequente evolução das espécies (Pélabon et al., 2023; Wheelwright; Keller; Postma, 2014). Os Atributos mais comumente usados em estudos sobre evolvabilidade são os genéticos, de história de vida e morfológicos, já que eles oferecem interpretações únicas sobre o potencial evolutivo, embora difiram na sua medição.

Atributos morfológicos, incluindo tamanho corporal, forma, estrutura dos membros, venação das asas, entre outras, são relativamente fáceis de medir e fornecem informações sobre a evolução através da seleção natural e restrições genéticas. Estudos como o de Holstad et al., (2024) mostram que Atributos morfológicos com uma alta evolvabilidade frequentemente levam a uma maior divergência populacional, enquanto Houle et al., (2017) encontram que a seleção estabilizadora limita sua taxa evolutiva. Atributos de história de vida, abrangendo taxa de crescimento, idade de maturação e fecundidade, revelam como os organismos se adaptam a seus ambientes. Visser et al., (2015) destacaram a importância do momento da reprodução para entender a relação dinâmica entre a variação ambiental e a evolvabilidade em aves migratórias. Atributos genéticos, como variância genética aditiva e herdabilidade, são cruciais para entender o potencial evolutivo de um organismo, com pesquisadores como Schluter, (1996) enfatizando o papel da variância genética ($g_{\max}$) na divergência morfológica. Enquanto os Atributos morfológicos são frequentemente examinados em relação à variação genética, os Atributos de história de vida são estudados através de influências desenvolvimentais e ambientais.

Evolvabilidade e mamíferos

Estudos sobre evolvabilidade usando animais vertebrados como sujeitos de amostra são escassos (Garant et al., 2005; Martínez Padilla et al., 2017). Alguns estudos examinam como os atributos de espécies distribuídas em diferentes localizações geográficas são influenciados por pressões seletivas, e como essas pressões, combinadas com as restrições e a variação genética, podem influenciar o potencial de adaptação da espécie e, em última instância, os efeitos da covariação dos Atributos nas restrições evolutivas que alteram o potencial evolutivo a longo prazo (Jones, 2012; Linde-Medina et al., 2016; Love et al., 2022).

Os mamíferos tornaram-se um modelo promissor para estudos sobre evolvabilidade devido à sua ampla distribuição e notável diversidade em formas, tamanhos, comportamentos e outros atributos cruciais para avaliar a evolvabilidade (Jones, 2012; Martínez Padilla et al., 2017). A maioria dos estudos sobre a evolvabilidade de mamíferos foca em atributos morfológicos como o crânio, orelha, músculos e membros, entre outros, investigando como aspectos como modularidade e integração influenciam a forma e o tamanho desses atributos, aumentando assim a variabilidade e, conseqüentemente, a evolvabilidade das espécies (Ferreira-Cardoso et al., 2022; Hedrick et al., 2020; Jones, 2012; Le Maître et al., 2020; Linde-Medina et al., 2016; Marroig et al., 2009; Porto et al., 2013). Outros estudos concentram-se em atributos de história de vida, examinando, “por exemplo”, como mecanismos neurológicos podem influenciar a repetibilidade de certos comportamentos em diferentes espécies, afetando sua herdabilidade através das gerações (Brown, 2013; Dochtermann et al., 2019; Duckworth, 2009; Katz, 2011).

Goldsmith, (2017, 2022) propõe que o envelhecimento em mamíferos não é meramente um processo de desgaste, mas sim um programa adaptativo evoluído através da seleção natural no nível populacional para aumentar a evolvabilidade de uma espécie. Essa visão contrasta com as perspectivas tradicionais, sugerindo que o envelhecimento pode servir a uma função no nível populacional, aumentando a adaptabilidade ao longo das gerações, potencialmente promovendo a diversidade genética e acelerando a renovação dentro das populações. Este modelo de envelhecimento adaptativo implica em que o envelhecimento tenha vantagens evolutivas, contribuindo para a resiliência e adaptabilidade das espécies.

Finalmente, há também uma linha de investigação sobre como a evolvabilidade pode ser observada através de dados fósseis (Love et al., 2022; Uyeda; McGlothlin, 2024). Esses estudos visam determinar se a evolvabilidade pode ser um preditor confiável de tendências evolutivas sob seleção natural.

Evolvabilidade e roedores

Os roedores ganharam proeminência significativa em estudos sobre evolvabilidade nos últimos 20 anos, principalmente devido a várias vantagens que os tornam sujeitos ideais para pesquisas evolutivas de longo prazo (Auffray; Renaud; Claude, 2009; Fabre et al., 2012; Renaud; Pantalacci; Auffray, 2011).

Primeiramente, os roedores possuem ciclos de vida curtos e altas taxas reprodutivas, permitindo que os pesquisadores observem múltiplas gerações em períodos relativamente curtos (Fabre et al., 2012). Além disso, eles são o grupo mais diverso de mamíferos, com espécies distribuídas em quase todas as regiões geográficas (Burgin et al., 2018). Essa ampla distribuição facilita estudos comparativos envolvendo variáveis ecológicas como clima e altitude, entre outras.

Adicionalmente, os roedores são geneticamente bem caracterizados, com numerosos espécimes preservados em coleções biológicas. Esses recursos permitem comparações tanto morfológicas quanto genéticas ao longo de extensos períodos de tempo, aumentando ainda mais seu valor em estudos evolutivos (Love et al., 2022).

2.3 Objetivos

Focamos em artigos que não apenas se referiam à evolvabilidade, mas também aos conceitos que são frequentemente confundidos ou que cercam a evolvabilidade. Exploramos as abordagens que os estudos sobre evolvabilidade têm com os roedores. Finalmente, focamos quais Atributos (morfológicos, genéticos ou de história de vida) são mais frequentemente usados nos estudos de evolvabilidade com roedores.

2.4 Métodos

Evolvabilidade e Roedores

Realizamos uma revisão da literatura usando as bases de dados Scopus e Web of Science, empregando a palavra-chave em inglês "Evolvability". Adicionalmente, usamos termos frequentemente associados ou confundidos com evolvabilidade mencionados acima, incluindo "Evolutionary potential", "Additive variance", "Heritability" e "Evolutionary constraints", cada um conectado pela palavra OR para o reconhecimento adequado do algoritmo. Além disso, pesquisamos pelas palavras-chave "Rodents" para identificar estudos sobre evolvabilidade que focassem em roedores. Apenas artigos escritos entre os anos de 2004 e 2024 foram considerados, resultando em um banco de dados de artigos de 20 anos.

Apenas artigos publicados em periódicos indexados e revisados por pares foram selecionados para evitar o uso de literatura de periódicos predatórios ou literatura cinza, que podem conter informações errôneas. Adicionalmente, excluímos referências publicadas em 2021 ou antes que tivessem "zero, uma ou duas" citações até a data da busca, pois geralmente estão associadas a material de baixa qualidade, periódicos predatórios ou literatura cinza.

Em seguida, realizamos uma segunda busca nas mesmas bases de dados, desta vez visando especificamente artigos que apresentavam os termos "evolvability" e "rodents". Desta vez, nossa busca foi restrita a estudos que mencionam explicitamente a palavra evolvabilidade para ter uma ideia da magnitude de artigos que tratam de tópicos relacionados à evolvabilidade nesta ordem de mamíferos.

Atributos

Posteriormente, para aqueles artigos que mencionavam explicitamente a palavra evolvabilidade e roedores, classificamos quais artigos trabalharam com Atributos morfológicos (M), Atributos genéticos ou moleculares (G) e Atributos de história de vida (LH). Também classificamos quando os artigos trabalhavam com mais de um tipo de Atributo (M e LH, M e G ou G e LH), e quando os artigos eram revisões ou simulações de populações hipotéticas, classificamos como NA. Como esses tipos de artigos usam uma

ampla gama de exemplos extraídos de vários experimentos, eles normalmente não se concentram em um conjunto específico de Atributos.

2.5 Resultados

Uma busca abrangente na base de dados Web of Science (840 referências) e na Scopus (264 referências) resultou em um total de 1.104 referências. O conjunto de dados da Scopus compreendeu 205 artigos de pesquisa, 9 capítulos de livros, 9 artigos de conferência e 41 artigos de revisão. Já para a Base de dados da Web of Science, os resultados obtidos compreenderam 729 artigos, 2 capítulos de livros, 104 artigos de revisão e 5 notas. Após compilar os artigos e remover duplicatas entre as bases de dados, obtivemos um total de 1.098 publicações (Figura 2).

Uma análise de frequência revelou uma média de 52 publicações por ano usando evolvabilidade e os outros termos relacionados (potencial evolutivo, variância aditiva, herdabilidade e roedores). Embora um aumento no número de publicações anuais tenha sido observado desde 2004, ocorreu uma estabilização a partir de 2011, com o número de publicações fluando entre 47 e 78 por ano. O ano que apresentou um menor número de publicações foi o 2005 com 22 publicações.

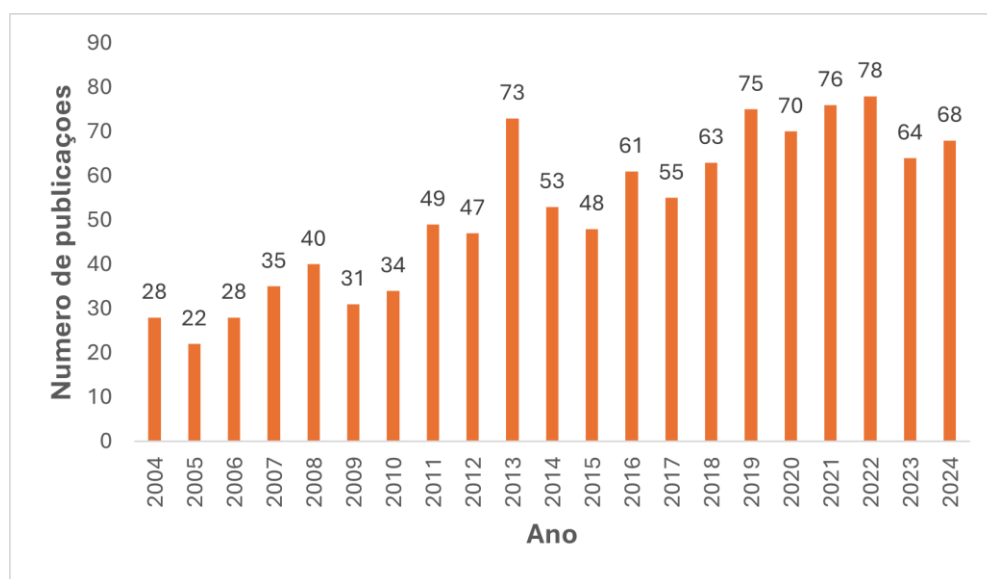


Figura 2: Número de publicações por ano sobre evolvabilidade ou termos relacionados e roedores nos últimos 20 anos.

Ao procurar por artigos que incluem especificamente os termos "evolvability" e "rodents", recuperamos um total de 22 resultados da base de dados Scopus e 112 da Web of Science, para um total combinado de 134 resultados. Posteriormente, removemos publicações não citadas e as duplicatas, resultando em um conjunto final de 102 referências (Figura 3). Isso confirma que o número de publicações relevantes diminui significativamente quando comparado com os resultados envolvendo termos frequentemente confundidos com "evolvabilidade".

Em média, 5 artigos foram publicados anualmente, com uma tendência geral de aumento até o ano 2014 posteriormente no ano 2015 teve uma queda e uma estabilização com cinco artigos por ano mais ou menos. No entanto, uma queda notável nas publicações ainda é observada em 2010 e 2012, juntamente com uma ligeira diminuição em 2021, provavelmente atribuível à redução global na produção científica causada pela pandemia de COVID-19 (Machin-Mastromatteo; Tarango; Romo-González, 2021).

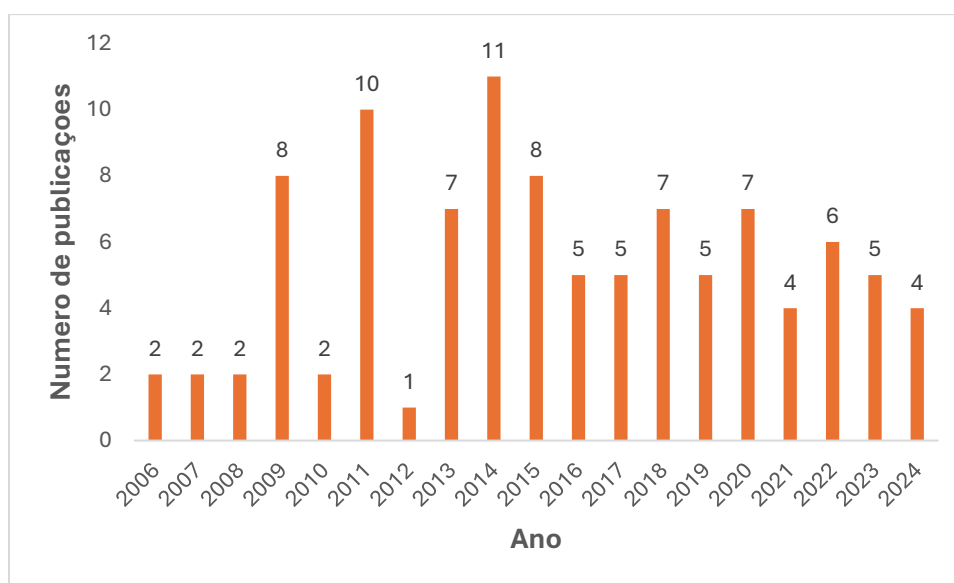


Figura 3: Número de publicações usando apenas a palavra evolvabilidade e Roedores nos últimos 20 anos.

A tendência de alta no número de publicações sobre evolvabilidade até 2014 está alinhada com as observações de Nuño de la Rosa, (2017). Sua análise de citações para "evolvability", "natural selection" e "constraints" na Web of Science mostra um aumento anual nas publicações, com um aumento particularmente acentuado a partir de 2005. No entanto, nosso

estudo, que se concentra em roedores, revela uma queda notável em 2010 e 2012, provavelmente devido à especificidade deste sistema modelo.

O estudo da evolvabilidade usando roedores como organismo modelo ganhou um impulso significativo. Tanto os mecanismos genéticos quanto os não genéticos desempenham papéis cruciais na geração de diversidade fenotípica, e os roedores fornecem um modelo valioso para examinar essas dinâmicas em ambientes controlados (Payne; Wagner, 2019).

Estudos em *Akodon azarae* e *Calomys musculinus* sugerem influências genéticas moderadas, indicando que o índice de massa corporal (IMC) pode responder à seleção natural (Martínez et al., 2024). A variabilidade na evolvabilidade do IMC entre as espécies, como a maior evolvabilidade em *C. musculinus* em comparação com *A. azarae*, implica um potencial adaptativo específico da espécie. Este extenso corpo de pesquisa ressalta a versatilidade dos roedores como um modelo para entender a evolvabilidade e as respostas adaptativas em contextos ambientais variados (Martínez et al., 2024).

Finalmente, a teoria do envelhecimento programado sugere que o envelhecimento é um processo geneticamente regulado que limita a vida útil de um organismo, beneficiando a população em vez do indivíduo. De acordo com essa teoria, a limitação da vida útil aumenta a evolvabilidade em roedores, acelerando a renovação geracional e facilitando a rápida disseminação de mutações benéficas. Esse mecanismo poderia aumentar a adaptabilidade das populações de roedores a ambientes em mudança (Goldsmith, 2017, 2022; Skulachev; Severin; Skulachev, 2015).

Atributos

Estudos sobre evolvabilidade focam em uma gama diversificada de Atributos para entender a capacidade das populações de evoluir. Atributos morfológicos, como o tamanho e a forma do crânio em roedores, são amplamente utilizados devido à sua facilidade de medição e relevância ecológica. Esses Atributos fornecem conhecimento sobre como a variação morfológica se relaciona com a adaptação a diferentes nichos ecológicos e se padrões previsíveis de mudança morfológica emergem ao longo do tempo (Ginot et al., 2022; Marchini et al., 2014; Marroig et al., 2009; Marroig; Cheverud, 2010; Martínez et al., 2024; McLean et al., 2018; Porto et al., 2013).

Atributos genéticos, incluindo variância genética aditiva, estrutura da matriz G e taxas de mutação, são instrumentais na exploração da base genética da evolvabilidade e de como a arquitetura genética molda as respostas à seleção (Jain et al., 2021; Marchini et al., 2014; Schluter, 1996; Uyeda; McGlothlin, 2024).

Atributos de história de vida, como tempo de reprodução e longevidade, também são cruciais para entender como a seleção natural influencia a evolvabilidade de Atributos ligados à sobrevivência (Duckworth, 2009; Garant et al., 2005; Goldsmith, 2017, 2022; Martínez Padilla et al., 2017).

Em nossa revisão (Figura 4), descobrimos que a maioria dos estudos sobre evolvabilidade usando roedores como modelos se concentra em Atributos genéticos e de desenvolvimento (34 estudos, 33%). Esses trabalhos frequentemente examinam a relação entre herdabilidade e evolvabilidade, desafiando a noção de que a herdabilidade mede diretamente a evolvabilidade. Essa distinção é crucial, pois a capacidade de uma população de responder à seleção natural depende não apenas da variação genética existente, mas também da arquitetura genética subjacente e sua interação com as pressões seletivas. Outros estudos aprofundam-se em mecanismos genéticos específicos que influenciam a evolvabilidade, enfatizando a importância das estruturas genéticas e de desenvolvimento.

Os Atributos de história de vida foram a segunda categoria mais estudada (23 estudos, 22%), esses Atributos fornecem insights valiosos sobre como a sobrevivência, a reprodução e as interações ambientais moldam a evolvabilidade de Atributos adaptativos chave em populações de roedores.

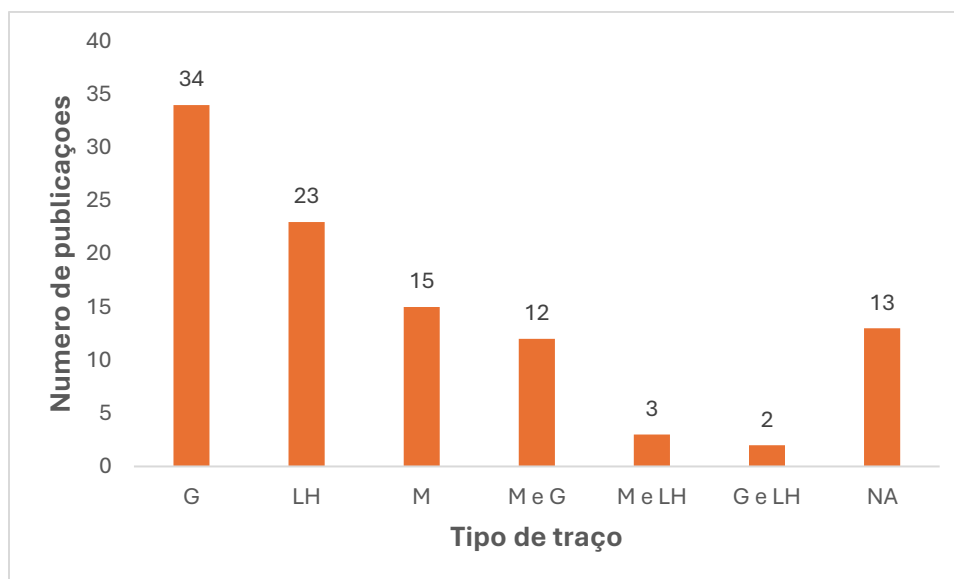


Figura 4: Número de Publicações sobre Evolvabilidade e Roedores, e os Atributos em que se concentram. Atributos morfológicos (M), genéticos e moleculares (G), de história de vida (LH) e artigos de revisão ou estudos que não se concentram em Atributos específicas (NA).

Finalmente, os Atributos morfológicos que são os que correspondem a essa tese, receberam a menor atenção (15 estudos, 14%). Por exemplo, Zelditch e Swiderski, (2023) investigaram a alometria evolutiva em mandíbulas de roedores, examinando como a forma mandibular muda em relação ao tamanho do corpo entre as espécies. Suas descobertas revelaram padrões alométricos complexos moldados pela seleção natural e por restrições de desenvolvimento, destacando a utilidade dos roedores no estudo da interação entre genética, desenvolvimento e ecologia na evolução da forma. Da mesma forma, Renaud et al., (2005, 2011) exploraram a evolvabilidade da dentição de roedores, mostrando que os molares superiores exibem maior evolvabilidade, sugerindo maior flexibilidade evolutiva nessas estruturas.

2.6 Conclusões

Os avanços na pesquisa sobre evolvabilidade usando roedores como modelo de estudos abrem caminhos promissores para investigações futuras. Questões-chave que podem ser abordadas incluem: como a manipulação da variação genética através da seleção artificial ou edição genética afeta a evolvabilidade dos Atributos morfológicos, genéticos e de história de vida em roedores? Como as mudanças ambientais, como variações na disponibilidade de recursos ou presença de predadores, influenciam a evolvabilidade dos roedores ao longo do

tempo? E como a evolvabilidade está ligada à capacidade dos roedores de se adaptarem a novos ambientes e colonizarem novos nichos ecológicos?

Com base na literatura existente, várias previsões podem ser feitas sobre o futuro deste campo. É provável que sejam descobertas conexões entre evolvabilidade e macroevolução em roedores, demonstrando que a variação genética no nível da população pode prever padrões de diversificação a longo prazo. Além disso, espera-se que pesquisas futuras se concentrem na identificação dos mecanismos genéticos e de desenvolvimento que sustentam a evolvabilidade, aproveitando técnicas genômicas e de desenvolvimento de ponta em modelos de roedores.

Finalmente, os estudos sobre a evolvabilidade de roedores estão prestes a ter implicações significativas para a compreensão da evolução humana e para o desenvolvimento de estratégias de conservação em um mundo em constante mudança.

2.7 Bibliografia

ALAM, Shaan E. et al. Nutritional aspects of epigenetic inheritance. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, v. 90, n. 8, p. 989–994, ago. 2012.

ASSIS, Ana Paula A. et al. Reduced evolutionary potential of a frugivorous bird species in fragmented forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 10, 16 ago. 2022.

AUFFRAY, Jean-Christophe; RENAUD, Sabrina; CLAUDE, Julien. Rodent Biodiversity in Changing Environments. *Nat. Sci.*, v. 43, p. 83–93, 2009.

BOLLATI, V.; BACCARELLI, A. Environmental epigenetics. *Heredity*, v. 105, n. 1, p. 105–112, jul. 2010.

BOURG, Salomé et al. Directional epistasis is common in morphological divergence. *Evolution*, v. 78, n. 5, p. 934–950, 1 maio 2024.

BRIGANDT, Ingo. Typology now: Homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology and Philosophy*, v. 22, n. 5, p. 709–725, nov. 2007.

BRITO, D. et al. *Marmosa paraguayana* (amended version of 2015 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species, v. e.T136844A, 2018.

BROOKFIELD, John F. Y. Evolution and evolvability: celebrating Darwin 200. *Biology Letters*, v. 5, n. 1, p. 44–46, 23 fev. 2009.

BROWN, Rachael L. Learning, evolvability and exploratory behaviour: Extending the evolutionary reach of learning. *Biology and Philosophy*, v. 28, n. 6, p. 933–955, nov. 2013.

BROWN, Rachael L. What evolvability really is. *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 65, n. 3, p. 549–572, 2014a.

BROWN, Rachael L. What Evolvability Really Is. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 65, n. 3, p. 549–572, 1 set. 2014b.

BURGIN, Connor J. et al. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, v. 99, n. 1, p. 1–14, 2018.

CARTER, Ashley J. R.; HERMISSON, Joachim; HANSEN, Thomas F. The role of epistatic gene interactions in the response to selection and the evolution of evolvability. *Theoretical Population Biology*, v. 68, n. 3, p. 179–196, nov. 2005.

CASSETTA, Elena; MARQUES DA SILVA, Jorge; VECCHI, Davide. From Assessing to Conserving Biodiversity Conceptual and Practical Challenges. [S.l.: S.n.]. v. 24

CHEVERUD, James. Role of mutation in fly-wing evolution. *Nature*, v. 548, p. 401–403, 24 ago. 2017.

DEWITT, Thomas J.; SIH, Andrew; WILSON, David Sloan. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 13, n. 2, p. 77–81, fev. 1998.

DOCHTERMANN, Ned A. et al. The Heritability of Behavior: A Meta-analysis. In: Oxford University Press, 1 jul. 2019.

DRAGHI, Jeremy A.; WHITLOCK, Michael C. Phenotypic plasticity facilitates mutational variance, genetic variance, and evolvability along the major axis of environmental variation. *Evolution*, v. 66, n. 9, p. 2891–2902, set. 2012.

DUCKWORTH, Renée A. The role of behavior in evolution: A search for mechanism. *Evolutionary Ecology*, v. 23, n. 4, p. 513–531, 2009.

EARL, David J.; DEEM, Michael W. Evolvability is a selectable trait. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 101, n. 32, p. 11531–11536, 10 ago. 2004.

FABRE, Pierre-Henri et al. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach *BMC Evolutionary Biology*. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/88>>.

FEINER, Nathalie; BRUN-USAN, Miguel; ULLER, Tobias. Evolvability and evolutionary rescue. *Evolution and Development*, v. 23, n. 4, p. 308–319, 1 jul. 2021.

FERREIRA-CARDOSO, Sérgio et al. Flexible conservatism in the skull modularity of convergently evolved myrmecophagous placental mammals. *BMC Ecology and Evolution*, v. 22, n. 1, 1 dez. 2022.

GARANT, Dany et al. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <www.nature.com/nature>.

GINOT, Samuel et al. Bite Force Performance from wild Derived mice has Undetectable Heritability Despite Having Heritable Morphological Components. *Evolutionary Biology*, v. 49, n. 4, p. 434–448, 1 dez. 2022.

GOLDSMITH, T. C. Evolvability, population benefit, and the evolution of programmed aging in mammals. *Biochemistry (Moscow)*, v. 82, n. 12, p. 1423–1429, 1 dez. 2017.

GOLDSMITH, Theodore C. Mammal Aging is Controlled by an Evolvability-Based Adaptive Program. *Biochemistry (Moscow)*, v. 87, n. 12–13, p. 1405–1412, 1 dez. 2022.

GOULD, S. J. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, v. 43, n. 3, p. 516–539, 1989.

GUERRERO-BOSAGNA, Carlos; SKINNER, Michael K. Environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance of phenotype and disease. *Molecular and Cellular Endocrinology*, v. 354, n. 1–2, p. 3–8, maio 2012.

HANSEN, Thomas F. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. 2003.

HANSEN, Thomas F. et al. Evolvability : a unifying concept in evolutionary biology? [S.l.: S.n.].

HANSEN, Thomas F.; PÉLABON, Christophe; HOULE, David. Heritability is not Evolvability. *Evolutionary Biology*, v. 38, n. 3, p. 258–277, set. 2011.

HEDRICK, Brandon P. et al. Morphological Diversification under High Integration in a Hyper Diverse Mammal Clade. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 27, n. 3, p. 563–575, 1 set. 2020.

HOLSTAD, Agnes et al. Evolvability predicts macroevolution under fluctuating selection. *Science*, v. 384, n. 6696, p. 688–693, 10 maio 2024.

HOULE, D. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, v. 130, n. 1, p. 195–204, 1 jan. 1992.

HOULE, David et al. Mutation predicts 40 million years of fly wing evolution. *Nature*, v. 548, n. 7668, p. 447–450, 24 ago. 2017.

HOULE, David; ROSSONI, Daniela M. Complexity, Evolvability, and the Process of Adaptation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 53, n. 1, p. 137–159, 2 nov. 2022.

JAIN, Yachna et al. Convergent evolution of a genomic rearrangement may explain cancer resistance in hystrico- and sciuromorpha rodents. *npj Aging and Mechanisms of Disease*, v. 7, n. 1, 1 dez. 2021.

JONES, Clara B. Robustness, plasticity, and evolvability in mammals: a thermal niche approach: Springer Science & Business Media, 2012.

KATZ, Paul S. Neural mechanisms underlying the evolvability of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 366, n. 1574, p. 2086–2099, 27 jul. 2011.

KLINGENBERG, Christian Peter. CHAPTER 11 - Developmental Constraints, Modules, and Evolvability. In: HALLGRÍMSSON, Benedikt; HALL, Brian K. (Orgs.). *Variation*. Burlington: Academic Press, 2005. p. 219–247.

LE MAÎTRE, Anne et al. Evolution of the Mammalian Ear: An Evolvability Hypothesis. *Evolutionary Biology*, v. 47, n. 3, p. 187–192, 1 set. 2020.

LEE, Un Jin et al. Evolution and maintenance of phenotypic plasticity. *BioSystems*, v. 222, 1 dez. 2022.

LINDE-MEDINA, Marta et al. Are more diverse parts of the mammalian skull more labile? *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 8, p. 2318–2324, 1 abr. 2016.

LOVE, Alan C. et al. Evolvability in the fossil record. *Paleobiology*, v. 48, n. 2, p. 186–209, 27 maio 2022.

MACHIN-MASTROMATTEO, Juan D.; TARANGO, Javier; ROMO-GONZÁLEZ, José Refugio. 19 - Impact of the COVID-19 pandemic on scientific production. In: BAKER, David; ELLIS, Lucy (Orgs.). *Libraries, Digital Information, and COVID*. Chandos Publishing, 2021. p. 183–198.

MARCHINI, Marta et al. Impacts of genetic correlation on the independent evolution of body mass and skeletal size in mammals. *BMC Evolutionary Biology*, v. 14, n. 1, 2014.

MARROIG, Gabriel et al. The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, v. 36, n. 1, p. 136–148, mar. 2009.

MARROIG, Gabriel; CHEVERUD, James. Size as a line of least resistance II: Direct selection on size or correlated response due to constraints. *Evolution*, v. 64, n. 5, p. 1470–1488, maio 2010.

MARTÍNEZ, Juan J. et al. Contemporary Body Size Variation of Neotropical Rodents: Environmental and Genetic Effects. *Evolutionary Biology*, v. 51, n. 1, p. 166–178, 1 mar. 2024.

- MARTÍNEZ PADILLA, J. et al. Evolvability meets biogeography: Evolutionary potential decreases at high and low environmental favourability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 284, n. 1856, 14 jun. 2017.
- MASEL, Joanna; TROTTER, Meredith V. Robustness and Evolvability. *Trends in Genetics*, v. 26, n. 9, p. 406–414, set. 2010.
- MATHER, Kenneth. Polygenic inheritance and natural selection. *Biological Reviews*, v. 18, n. 1, p. 32–64, 1943.
- MCLEAN, Bryan S. et al. Trait-specific processes of convergence and conservatism shape ecomorphological evolution in ground-dwelling squirrels. *Evolution*, v. 72, n. 3, p. 473–489, 1 mar. 2018.
- MINELLI, Alessandro. Biodiversity, disparity and evolvability. From assessing to conserving biodiversity: Conceptual and practical challenges, p. 233–246, 2019.
- MINER, Benjamin G. et al. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 20, n. 12, p. 685–692, dez. 2005.
- MURREN, C. J. et al. Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, v. 115, n. 4, p. 293–301, out. 2015.
- NUÑO DE LA ROSA, Laura. Computing the Extended Synthesis: Mapping the Dynamics and Conceptual Structure of the Evolvability Research Front. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 328, n. 5, p. 395–411, 1 jul. 2017.
- PAYNE, Joshua L.; WAGNER, Andreas. The causes of evolvability and their evolution. *Nature Reviews Genetics*, v. 20, n. 1, p. 24–38, jan. 2019.
- PÉLABON, Christophe et al. Can We Explain Variation in Evolvability on Ecological Timescales? 2023.
- PIENTA, Kenneth J. et al. Convergent evolution, evolving evolvability, and the origins of lethal cancer. *Molecular Cancer Research*, v. 18, n. 6, p. 801–810, 1 jun. 2020.
- PIGLIUCCI, Massimo. Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, v. 9, n. 1, p. 75–82, jan. 2008.
- PORTO, Arthur et al. Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. *Evolution*, v. 67, n. 11, p. 3305–3322, nov. 2013.
- RADMAN, Miroslav; MATIC, Ivan; TADDEI, Francois. Evolution of Evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 870, n. 1 MOLECULAR STR, p. 146–155, maio 1999.

RENAUD, Sabrina et al. Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1563, p. 609–617, 22 mar. 2005.

RENAUD, Sabrina; PANTALACCI, Sophie; AUFFRAY, Jean-Christophe. Differential Evolvability Along Lines of Least Resistance of Upper and Lower Molars in Island House Mice. *PLoS ONE*, v. 6, n. 5, p. e18951, 11 maio 2011.

SALAZAR-CIUDAD, I. On the origins of morphological variation, canalization, robustness, and evolvability. *Integrative and Comparative Biology*, v. 47, n. 3, p. 390–400, 27 jun. 2007.

SCHLUTER, Dolph. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance *Evolution*. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <<https://academic.oup.com/evolut/article/50/5/1766/6870768>>.

SKULACHEV, Maxim; SEVERIN, Fedor; SKULACHEV, Vladimir. Aging as an Evolvability-Increasing Program Which can be Switched Off by Organism to Mobilize Additional Resources for Survival. *Current Aging Science*, v. 8, n. 1, p. 95–109, 5 jun. 2015.

SNIEGOWSKI, Paul D.; MURPHY, Helen A. *Evolvability*. R831, 2006.

STERELNY, Kim. WHAT IS EVOLVABILITY? In: *Philosophy of Biology*.: Elsevier, 2007. p. 163–178.

TIAN, Tianhai et al. The origins of cancer robustness and evolvability. *Integrative Biology*, v. 3, n. 1, p. 17–30, jan. 2011.

UYEDA, Josef C.; MCGLOTHLIN, Joel W. The predictive power of genetic variation. *Science*, v. 384, n. 6696, p. 622–623, 10 maio 2024.

VILLEGAS, Cristina et al. Conceptual roles of evolvability across evolutionary biology: Between diversity and unification. 2021.

VISSER, Marcel E. et al. Effects of Spring Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory Bird. *PLoS Biology*, v. 13, n. 4, 7 abr. 2015.

WAGNER, Andreas. Robustness and evolvability: a paradox resolved. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 275, n. 1630, p. 91–100, 7 jan. 2008.

WAGNER, Andreas. Adaptive evolvability through direct selection instead of indirect, second-order selection. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 338, n. 7, p. 395–404, 1 nov. 2022.

WHEELWRIGHT, Nathaniel T.; KELLER, Lukas F.; POSTMA, Erik. The effect of trait type and strength of selection on heritability and evolvability in an island bird population. *Evolution*, v. 68, n. 11, p. 3325–3336, 1 nov. 2014.

ZELDITCH, Miriam Leah; SWIDERSKI, Donald L. Effects of Procrustes Superimposition and Semilandmark Sliding on Modularity and Integration: An Investigation Using Simulations of Biological Data. *Evolutionary Biology*, v. 50, n. 2, p. 147–169, jun. 2023.

3. Capítulo 2: Impacto de fatores climáticos e geográficos na morfologia craniana de populações de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* no Nordeste do Brasil

3.1 Resumo

A compreensão de como as forças evolutivas moldam o fenótipo em paisagens heterogêneas permanece um desafio central na biologia evolutiva. O semiárido brasileiro, com seus mosaicos de estresse hídrico e produtividade, oferece um cenário natural ideal para testar os limites da adaptação local versus a inércia histórica. Este capítulo avaliou a variação no tamanho e na forma do crânio de *Necromys lasiurus* (n=499) e *Cerradomys langguthi* (n=322) em 10 municípios do Nordeste brasileiro, ao longo de gradientes de temperatura, precipitação e cobertura vegetal, testando se a morfologia responde primariamente a filtros ambientais ou a processos neutros espaciais. Utilizamos morfometria geométrica em 51 marcos anatômicos distribuídos por quatro vistas cranianas, aplicando ANOVAS fatoriais, testes de Mantel e seleção de modelos com preditores climáticos, de vegetação e espaciais. Nossos resultados revelaram estratégias evolutivas divergentes. Em *N. lasiurus*, o tamanho do crânio superior foi dominado por componentes espaciais (PCNM1, PCNM2), enquanto a mandíbula integrou efeitos de temperatura e precipitação à estrutura espacial. Adicionalmente, esta espécie apresentou dimorfismo sexual significativo, com machos maiores que fêmeas. Já em *C. langguthi*, o tamanho craniano associou-se predominantemente a componentes espaciais (PCNMs) e à vegetação, enquanto a forma respondeu fortemente à vegetação e à precipitação. Os testes de Mantel confirmaram que a diversificação morfológica ocorre principalmente por Isolamento pelo Ambiente, sendo o Isolamento pela Distância fraco ou ausente em ambas as espécies. Concluimos que, embora o ambiente atue como um escultor universal da forma craniana na Caatinga, a resposta do tamanho corporal é complexa e dependente da interação entre a ecologia da espécie e sua história biogeográfica.

Palavras-chave: Atributo funcional; Ecomorfologia; Caatinga; Sigmodontinae; Roedores

3.2 Introdução

A variação fenotípica e genotípica entre populações geograficamente isoladas é um fenômeno complexo, resultante da interação multifatorial entre componentes ambientais, genéticos, espaciais e temporais (Mayr, 2013; Thorpe, 1996). Estudos prévios em vertebrados demonstram que populações expostas a condições ambientais contrastantes podem divergir em comportamento, morfologia e fisiologia, de modo que diferenças no uso de habitat, dieta, estratégias de atividade e estrutura corporal surgem associadas a gradientes climáticos e de vegetação, conectando diretamente a variação fenotípica e genotípica com a divergência entre populações em simpatria e em isolamento geográfico (Caccavo; Oliveira, 2016; Kang et al., 2020; Maestri et al., 2016a; Renaud; Benammi; Jaeger, 1999; Thorpe, 1996). Nessa perspectiva, a divergência morfológica intraespecífica deixa de ser apenas um padrão descritivo e passa a ser entendida como um registro integrado da ação conjunta de seleção local, história demográfica e restrições de conectividade sobre populações submetidas a contextos ambientais distintos (Caccavo; Oliveira, 2016; Maestri et al., 2016a; Thorpe, 1996)

A avaliação da variação morfológica, em particular de características cranianas, tem sido utilizada para elucidar os padrões de adaptação e plasticidade fenotípica induzidos por pressões seletivas locais e por limitações na conectividade populacional (Curran, 2012; Leisler; Winkler, 1985; Maestri et al., 2016a; Missagia; Perini, 2018). Em roedores, por exemplo, diferenças consistentes na forma e no tamanho do crânio entre populações que ocupam ambientes abertos, florestais ou com distintos graus de umidade e estrutura de vegetação têm sido interpretadas como indícios de ajustes adaptativos ao regime alimentar, ao tipo de substrato e ao micro-habitat explorado, muitas vezes com potenciais componentes de plasticidade fenotípica associados a variações ontogenéticas e ambientais (Maestri et al., 2016a; Missagia; Perini, 2018). O crânio é uma estrutura interessante para avaliar essas variações porque integra funções essenciais relacionadas à alimentação, respiração e percepção sensorial, de modo que alterações em regiões como o rosto, a caixa craniana e a mandíbula podem revelar respostas finas a diferenças locais de recursos e condições ambientais, ao mesmo tempo refletir a ação de restrições funcionais e filogenéticas sobre a forma (Curran, 2012; Leisler; Winkler, 1985; Missagia; Perini, 2018). Compreender quais fontes ambientais e espaciais induzem essas pressões seletivas e como influenciam na variação morfológica é fundamental para avançar no conhecimento sobre a evolução e as

respostas adaptativas dos organismos em ambientes heterogêneos, pois permite distinguir, dentro de um mesmo sistema, o que é efeito de adaptação ecológica, o que decorre de história demográfica e o que se deve a limitações de dispersão e conectividade.

A diversidade dos padrões morfológicos de uma espécie pode ser influenciada por três fenômenos que atuam de forma interligada segundo Maestri et al., (2016). Primeiramente, a seleção natural local promove o surgimento de características morfológicas adaptativas específicas em resposta às demandas ambientais enfrentadas por populações em distintas regiões, podendo resultar em fenótipos diferenciados e adaptados a pressões ecológicas particulares (Di-Nizo et al., 2025; Missagia; Perini, 2018; Thorpe, 1996). O segundo fator é a plasticidade fenotípica, que permite aos indivíduos modificar suas características morfológicas conforme variações presentes nos fatores abióticos e bióticos do ambiente, promovendo maior flexibilidade diante de contextos de mudanças rápidas (DeWitt; Sih; Wilson, 1998; Draghi; Whitlock, 2012; West-Eberhard, 1989). Por fim, o grau de conectividade genética entre populações, frequentemente determinado por processos como o fluxo gênico e deriva genética, influencia o padrão de similaridade ou diferenciação morfológica regional. Assim, observa-se maior semelhança entre populações conectadas e uma diferenciação crescente conforme o isolamento geográfico se intensifica (Almeida-Rocha et al., 2020; Balkenhol et al., 2013; Maestri et al., 2016a). Apesar da existência de estudos que demonstram que a variação intraespecífica na forma e no tamanho craniano frequentemente segue gradientes ambientais e geográficos (Di-Nizo et al., 2025; Maestri et al., 2016a; McNab, 2010; Missagia; Perini, 2018; Porto et al., 2013; Schiaffini; Prevosti, 2014; Thorpe, 1996), persistem lacunas significativas no entendimento e, especialmente, na quantificação da influência relativa de fatores ambientais, históricos e geográficos sobre a variação morfológica intraespecífica, principalmente em mamíferos neotropicais.

Em animais, o tamanho corporal tende a apresentar maior labilidade em resposta a variações ambientais do que a forma (Arbour; Curtis; Santana, 2021; Gohli; Voje, 2016; Maher et al., 2022; Marroig; Cheverud, 2010; Smith; Lyons, 2013). Essa diferenciação se deve a leis de escalonamento físico, isto é, a relações de alometria que descrevem como propriedades fisiológicas, mecânicas e morfológicas variam sistematicamente com o tamanho corporal, restringindo as combinações viáveis de forma e tamanho e canalizando a evolução ao longo

de trajetórias de “tamanho isométrico” em vez de permitir variações arbitrárias na morfologia (Maher et al., 2022; Marroig; Cheverud, 2010; Smith; Lyons, 2013). Também decorre da flexibilidade dos controles de desenvolvimento, entendida como a possibilidade de modular parâmetros como ritmo, duração e sequência de crescimento dos tecidos em resposta a sinais hormonais e ambientais, o que facilita mudanças em massa e dimensões lineares sem necessidade de reconfigurar completamente o plano de organização corporal (Maher et al., 2022; Marroig; Cheverud, 2010). O tamanho corporal altera diretamente relações entre superfície e volume, afetando trocas térmicas, transporte e forças mecânicas, podendo ser ajustado por mudanças relativamente simples na taxa ou no tempo de crescimento (Clemente; Dick, 2023; Gaston et al., 2009; Marroig; Cheverud, 2010; Mirth; Anthony Frankino; Shingleton, 2016). Por sua vez, mudanças na forma geralmente exigem modificações coordenadas entre tecidos e sistemas, e, em muitos casos, representam desvios específicos ao redor de trajetórias alométricas de referência tornando-as teoricamente mais complexas. Embora possam ocorrer, especialmente em apêndices expostas ou em elementos cranianos ligados à dieta, essas mudanças são geralmente mais sutis, refletindo restrições funcionais, modulares e filogenéticas (Lindstedt; Hoppeler, 2023; Maher et al., 2022; Marroig; Cheverud, 2010; Smith; Lyons, 2013).

O debate sobre os determinantes espaciais da variação intraespecífica tem incorporado de forma mais explícita o contraste entre isolamento pela distância (IBD) e isolamento pelo ambiente (IBE) (Cancellare et al., 2021, 2021; De Góes Maciel et al., 2024; Miller et al., 2018; Polly et al., 2011; Wang; Bradburd, 2014; Weber et al., 2017). O isolamento pela distância, ocorre quando a similaridade genética ou morfológica entre populações diminui principalmente como função da distância geográfica, resultando da deriva genética e limitação de dispersão por barreiras geográficas ou condições fisiológicas das espécies (De Góes Maciel et al., 2024). Já o isolamento pelo ambiente ou isolamento ecológico, explica a diversificação das populações por diferenças ambientais entre localidades, por exemplo, em regime térmico, disponibilidade hídrica ou estrutura da vegetação. Essas diferenças impõem filtros seletivos que geram diferenciação genética e fenotípica, independentemente ou de forma desproporcional à distância geográfica (Cancellare et al., 2021; Wang; Bradburd, 2014).

Estudos recentes têm mostrado que esses dois processos não são mutuamente exclusivos, isto porque as variáveis ambientais raramente são distribuídas ao acaso no espaço físico, mas apresentam uma estruturação espacial, que determina que a dissimilaridade ambiental geralmente aumenta com a distância geográfica (Alexander; Cosentino; Schooley, 2024; Cancellare et al., 2021). A tarefa central, portanto, é quantificar a contribuição relativa de gradientes espaciais e ambientais para explicar os padrões de variação observados.

Revisões abrangentes indicam que o IBE pode superar o IBD em paisagens ambientalmente heterogêneas, especialmente em organismos com baixa capacidade de dispersão e forte associação à micro-habitats, como muitos pequenos mamíferos (Munshi-South, 2012; Munshi-South; Zolnik; Harris, 2015; Quiroga-Carmona; Teta; D'Elía, 2023). Abordagens que particionam os efeitos da distância geográfica, do ambiente e de barreiras físicas mostram que gradientes de temperatura, precipitação e uso do solo frequentemente explicam uma parcela substancial da divergência genética, mesmo após o controle da distância (Percino-Daniel et al., 2023; Weber et al., 2017). Esse arcabouço conceitual é particularmente adequado para o semiárido nordestino, onde fortes gradientes de continentalidade, altitude e fitofisionomias (Caatinga hiperxerófila, enclaves úmidos de mata) criam um mosaico de ambientes contrastantes em escalas espaciais relativamente curtas (Andrade-Lima, 1966; Leal; Tabarelli; Silva, 2003).

A geografia também desempenha um papel central na geração de variação morfológica, independentemente de gradientes climáticos, ao modular padrões de isolamento, conectividade e história demográfica das populações (Renaud; Michaux, 2007; Renaud; Millien, 2001). A configuração espacial modifica a morfologia ao reestruturar o fluxo gênico, o tamanho efetivo das populações e o contexto biótico em que elas estão inseridas, o que abre espaço para divergência em tamanho e, sobretudo, em forma (Dunn; Cardini; Elton, 2013; Farková et al., 2024; Viacava et al., 2020). Em pequenos mamíferos que ocupam ambientes topograficamente complexos, a separação espacial ao longo de gradientes altitudinais promove disparidades genéticas e fenotípicas em curtas distâncias. Isso resulta em populações que diferem simultaneamente no tamanho e na forma do crânio, em resposta à seleção divergente e à mudança na composição de comunidades ao longo da elevação (Farková et al., 2024; Feijó et al., 2019). Nesses casos, a forma tende a registrar com maior

clareza a assinatura da geografia, especialmente em estruturas cranianas e mandibulares associadas à alimentação, que podem divergir por deriva, efeito fundador e alterações nas interações bióticas. O tamanho, por outro lado, muitas vezes permanece mais atrelado a gradientes de energia ou recursos, podendo responder de maneira mais estocástica a processos puramente espaciais, como o isolamento por distância (Renaud; Michaux, 2007; Renaud; Millien, 2001). Em marsupiais de ampla distribuição e habitats fragmentados, como o quoll-do-norte (*Dasyurus hallucatus*), populações geograficamente separadas apresentam formas cranianas muito semelhantes entre si. e as análises indicam que a maior parte das variações observadas é consequência direta de alterações no tamanho corporal ao longo de trajetórias alométricas compartilhadas, o que sugere uma forte influência da alometria e ressalta que o isolamento geográfico, embora afete a conectividade e a história dessas populações, nem sempre se traduz em remodelação profunda da forma (Dunn; Cardini; Elton, 2013; Viacava et al., 2020).

A ordem Rodentia é mais diversa no mundo, com um total de 2.552 espécies, representando 42% de todos os mamíferos (Burgin et al., 2018). No Brasil, esta ordem também é predominante, com 270 espécies cobrindo 34.3% dos mamíferos do país (Abreu et al., 2024). Os cricetídeos sul-americanos especialmente, apresentam características que facilitam o estudo da resposta morfológica a variáveis ambientais e geográficas. O curto tempo de geração, permite respostas rápidas às variações climáticas temporais (Di-Nizo et al., 2025; Missagia; Perini, 2018); enquanto as pequenas áreas de vida e o comportamento filopátrico favorecem a detecção de respostas ajustadas às condições ambientais locais (Leite et al., 2014; Monteverde; Hodara, 2017; Villarreal et al., 2022). Essas propriedades tornam os cricetídeos um modelo ideal para investigações sobre processos adaptativos em diferentes escalas, especialmente em ecossistemas heterogêneos como o bioma da Caatinga, onde tais roedores exibem alta abundância em coleções históricas do Nordeste brasileiro, capturando gradientes ambientais intensos (Braga et al, 2016).

Entre os sigmodontíneos neotropicais, estudos recentes têm explorado como o crânio responde a gradientes climáticos e de vegetação em diferentes escalas espaciais. Em *Akodon cursor*, Maestri et al., (2016) demonstraram que a variabilidade em tamanho e forma do crânio é estruturada por uma interação entre processos históricos (refúgios florestais, estrutura

genética) e condições climáticas atuais, com o ambiente exercendo papel crucial na modulação de traços cranianos mesmo dentro de uma única espécie. De forma análoga, Quiroga-Carmona; Teta; D'Elía, (2023) demonstraram que a variação craniana em *Abrothrix olivacea* ao longo de um gradiente de aridez, está fortemente associada a variáveis como temperatura média anual, sazonalidade da precipitação, umidade e produtividade primária, reforçando que a morfologia craniana de roedores pode registrar ajustes finos às condições ambientais locais.

Essas evidências empíricas são particularmente relevantes para o contexto do Nordeste brasileiro, onde espécies como *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* ocupam um gradiente marcado de clima e vegetação que abrange desde Caatinga hiperxerófila até remanescentes úmidos de Mata Atlântica (Caccavo; Oliveira, 2016; Sobral; De Oliveira, 2023). A escolha destas duas espécies simpátricas como modelo de estudo baseia-se em suas estratégias biológicas contrastantes. Embora ambas enfrentem os mesmos gradientes climáticos da Caatinga, elas diferem fundamentalmente em suas respostas ecológicas e de história de vida: enquanto *N. lasiurus* apresenta uma extrema plasticidade demográfica e forte dimorfismo sexual, *C. langguthi* carece de dimorfismo e tem sua morfologia fortemente limitada pela disponibilidade local de recursos (Caccavo; Oliveira, 2016; Sobral; De Oliveira, 2023). Compará-las permite testar se o ambiente atua como um filtro seletivo universal ou se a evolução morfológica é dependente da biologia específica de cada linhagem. Assim a região Nordeste do Brasil, caracterizada por um gradiente climático e fitofisionômico que abrange a Caatinga e enclaves mesófilos, oferece um cenário ótimo para investigar as dinâmicas das alterações entre tamanho e forma produzidas pelo ambiente e pela geografia (Andrade-Lima, 1966; Leal; Tabarelli; Silva, 2003; Rodal; Barbosa; Thomas, 2008). A variação ambiental decorrente da distância costeira (fenômeno da continentalidade) e da altitude impõe pressões seletivas distintas que potencialmente moldam a morfologia da fauna local, especialmente roedores que apresentam alta diversidade e adaptabilidade (Braga et al., 2016; Caccavo; Oliveira, 2016).

Nosso estudo visa analisar a variação morfológica do crânio de *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* em múltiplas escalas espaciais, integrando variáveis ambientais, como o clima e a cobertura vegetal, e fatores geográficos a fim de dissociar os efeitos relativos da

adaptação ecológica e do isolamento geográfico na diferenciação populacional, contribuindo para a compreensão dos processos evolutivos que atuam nestas espécies. A hipótese principal é que variações no tamanho craniano, traço funcional mais susceptível a respostas ecofisiológicas, serão predominantemente explicadas por fatores ambientais, enquanto a forma craniana, mais estruturada e filogeneticamente conservada, refletirá principalmente a influência do isolamento geográfico e da estrutura genética das populações.

3.3 Objetivos

Avaliar, como fatores ambientais e espaciais influenciam a variação intraespecífica no tamanho e na forma do crânio de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* no Nordeste do Brasil, distinguindo o papel relativo de processos de adaptação local (IBE) e de processos neutros associados à geografia (IBD).

Específicos

1. Caracterizar a variação no tamanho e na forma do crânio de *N. lasiurus* e *C. langguthi* entre sexos, municípios e mesorregiões, descrevendo o dimorfismo sexual e a estruturação geográfica da morfologia craniana em diferentes escalas espaciais.
2. Quantificar a contribuição relativa de variáveis ambientais (gradientes de temperatura, precipitação e cobertura vegetal) e de fatores espaciais (distância geográfica e estrutura espacial) sobre o tamanho e a forma craniana, testando se a dissimilaridade morfológica segue padrões compatíveis com isolamento pela distância (IBD) ou isolamento pelo ambiente (IBE) e comparando as respostas das duas espécies ao mosaico ambiental do semiárido nordestino.

3.4 Hipóteses

O tamanho craniano, por ser um atributo funcional mais lábil e relacionado a respostas ecofisiológicas, será predominantemente explicado por gradientes ambientais de temperatura, precipitação e cobertura vegetal, enquanto a forma craniana, estruturalmente mais integrada e parcialmente conservada, refletirá uma combinação de efeitos ambientais e espaciais associados à história demográfica e à conectividade das populações; adicionalmente, espera-se que a dissimilaridade morfológica entre populações mostre um padrão mais compatível com isolamento pelo ambiente do que com isolamento pela distância

simples, e que *N. lasiurus* e *C. langguthi* apresentem sensibilidades distintas a esses gradientes, em consonância com suas ecologias e histórias biogeográficas.

3.5 Materiais e métodos

Área de estudo

Os espécimes avaliados no presente estudo compõem a coleção do Serviço Nacional de Peste (SNP) do departamento de mamíferos do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). Os exemplares foram coletados entre 1951 e 1955 nos estados de Alagoas (Limoeiro da Anadia, Palmeira dos Índios e Viçosa), Pernambuco (Agrestina, Caruaru, Garanhuns, Triunfo e Pesqueira) e Ceará (Crato e Missão Velha), no Nordeste do Brasil.

O material encontra-se depositado sob a forma de crânios e peles no Museu Nacional, cada um com uma ficha individual informando a data e o local de coleta, caracterização da vegetação, condições meteorológicas e dados relativos ao espécime como classe de idade, sexo, estado reprodutivo e medidas corporais.

A distribuição dos municípios amostrados forma um gradiente de temperatura e umidade no sentido Leste-Oeste desde o litoral de Pernambuco ao sul do Ceará. Os municípios mais úmidos e frios estão próximos à costa, enquanto aqueles mais secos e quentes estão localizados mais para o interior do continente, expressando o fenômeno de continentalidade. Este fator climático manifesta-se pelo distanciamento das massas de água, resultando na redução da inércia térmica e da umidade atmosférica, o que favorece a elevação das temperaturas e a acentuação da aridez nesses municípios afastados do mar (Brunt, 1924). Além disso, os municípios estão distribuídos em três mesorregiões geográficas do Brasil (IBGE, 1990): Sertão (ST), Agreste (AG) e Zona da Mata (ZM) (Figura 1).

A mesorregião do Sertão (ST) caracteriza-se por clima semiárido com precipitação anual inferior a 600 mm, concentrada entre janeiro e abril (60-70% do total), altas temperaturas médias anuais (cerca de 28°C), baixa umidade relativa e marcada estacionalidade com longas estiagens; sua vegetação é dominada por caatinga hiperxerófila, com fitofisionomias arbustivo-arbóreas caducifólias que perdem folhas durante a seca.

O Agreste (AG), é a zona de transição, apresenta regime pluvial intermediário (800-1.100 mm anuais, com picos de fevereiro a julho no setor ocidental e março a julho no oriental), temperaturas médias de 22-25°C, umidade variável e solos pedregosos; a vegetação inclui caatinga hiperxerófila com trechos de floresta caducifólia ou subcaducifólia, respondendo rapidamente às chuvas com ganho de biomassa verde.

Por fim, a zona da Mata (ZM), é próxima ao litoral e exibe clima tropical úmido com precipitações de 1.500-2.500 mm anuais, temperaturas médias acima de 25°C com baixas amplitudes térmicas, alta umidade e menor estacionalidade. Nesta mesorregião redominam remanescentes de Mata Atlântica perenifólia ou subperene, com fitofisionomias de mata úmida exuberante rica em cipós (Braga et al., 2016; IBGE, 1990).

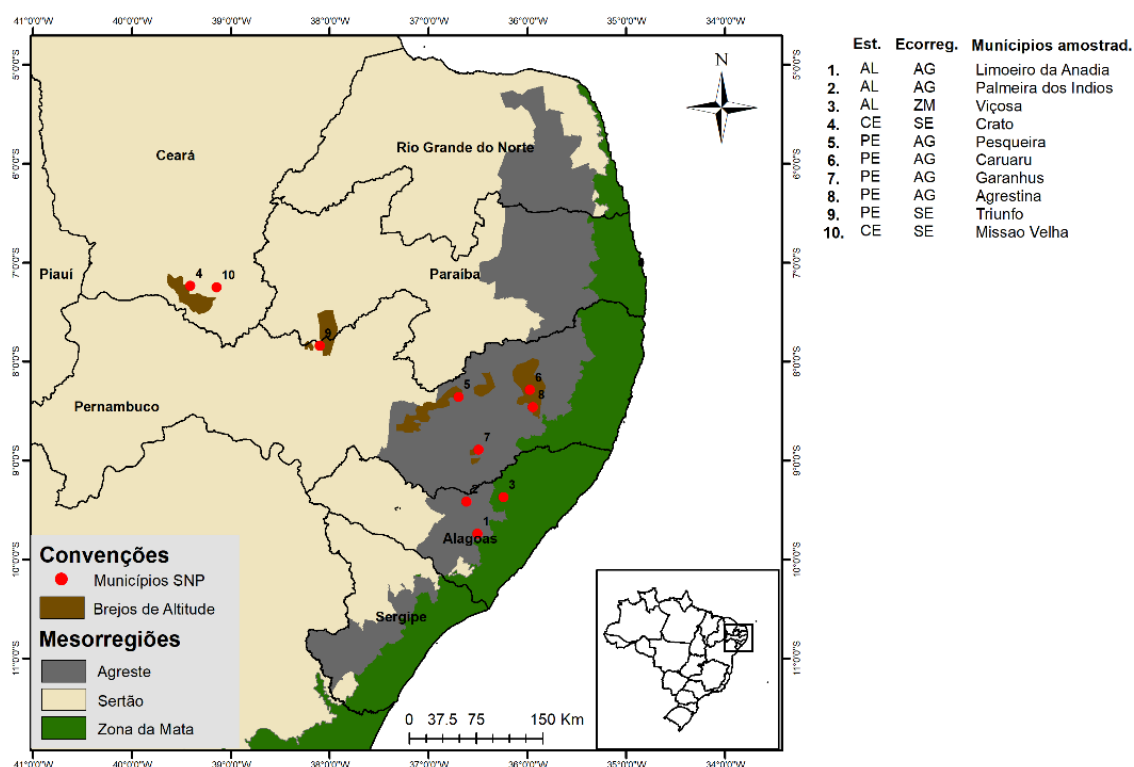


Figura 1. Localização da área de estudo. Distribuição dos municípios, formando um transecto longitudinal do município de Crato (4) ao município de Agrestina (8). Um transecto latitudinal desde o município de Caruaru (6) ao município de Limoeiro da Anadia (1). Também é observado as diferentes mesorregiões onde os municípios estão inseridos e os municípios que se localizam em brejos de altitude que abrangem uma mudança de altura entre 0 e 900 metros acima do nível do mar.

A variação na forma e tamanho do crânio será examinada de forma contínua e de forma categórica:

1) “Contínua”- Variação entre municípios ao longo do gradiente de continentalidade Leste-Oeste;

2) Categórica – Mesorregiões: Variação entre as três mesorregiões (ST: Sertão, AG: Agreste e ZM: Zona da Mata). Cada ecorregião apresenta características climáticas e de vegetação distintas entre si, sendo a região do Sertão a mais árida e seca, e a Zona da Mata a mais úmida e com maior produtividade vegetal.

Espécies alvo

Selecionamos duas espécies de roedores sigmodontíneos para análise: *Cerradomys langguthi* e *Necromys lasiurus*. Ambas possuem ampla distribuição no Nordeste brasileiro e estão bem representadas na coleção do Serviço Nacional de Peste no Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). O detalhamento do número de indivíduos analisados por espécie, distribuídos por mesorregião e município, encontra-se sumarizado na Tabela 1 (Braga et al., 2016).

- *Necromys lasiurus* é um roedor amplamente distribuído em ambientes abertos e secos da América do sul, ocorrendo principalmente em Cerrado e Caatinga, bem como em formações abertas inseridas no domínio da Mata Atlântica (Da Rosa et al., 2021; Magnusson et al., 2021; Sobral; De Oliveira, 2023). Essa espécie, apresenta altas abundâncias na Caatinga, ocupando desde fitofisionomias arbustivo-arbóreas hiperxerófilas até áreas de transição e formações campestres associadas a solos mais rasos e pedregosos (Braga et al., 2016; D’Elía et al., 2008; Pires et al., 2010). Estudos de história de vida na Caatinga mostram que *N. lasiurus* possui ciclos reprodutivos marcadamente sazonais, com maior atividade em períodos chuvosos, o que indica forte sensibilidade a variações de umidade e produtividade primária e reforça seu potencial como modelo para investigar respostas eco-morfológicas a gradientes de precipitação e temperatura nesse bioma (Magnusson et al., 2021; Sobral; De Oliveira, 2023). Além disso, trabalhos recentes em morfometria craniana e mandibular com *Necromys* e gêneros aparentados evidenciam variação intraespecífica associada a gradientes ambientais e espaciais, sugerindo que a espécie é adequada para testar hipóteses sobre o papel relativo de fatores ambientais e geográficos na modelagem do tamanho e da forma do crânio (D’Elía et al., 2008; Libardi, 2013).

- *Cerradomys langguthi* pertence a um gênero de roedores tipicamente associado a formações abertas e sazonalmente secas, com distribuição principal em Cerrado e Caatinga, mas alcançando também ambientes de transição e enclaves úmidos no Nordeste brasileiro (Caccavo; Oliveira, 2016; Gutiérrez; Marinho-Filho, 2017). Espécies de *Cerradomys* ocupam uma variedade de fitofisionomias, incluindo caatingas arbustivas, formações savânicas e florestas estacionais secas, além de fragmentos de vegetação secundária, restingas e bordas de mata, o que caracteriza o grupo, em geral, como composto por espécies relativamente generalistas em termos estruturais, mas associadas a mosaicos de vegetação com forte sazonalidade hídrica (Gutiérrez; Marinho-Filho, 2017; Prado; Percequillo, 2013). Estudos de morfometria craniana em *Cerradomys* no Nordeste Brasileiro, como o trabalho de Caccavo e Oliveira, (2016) sobre variação craniana em espécies parapatricas, demonstram diferenças na forma do crânio entre táxons e populações ao longo de gradientes ambientais e geográficos, evidenciando que o gênero responde morfologicamente a variações de clima e estrutura de hábitat em escalas relativamente finas.

Tabela 1. Distribuição dos espécimes de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* analisados no presente estudo, depositados na coleção do Museu Nacional (MN/UFRJ), organizados por mesorregião e município de procedência.

Mesorregião	Município	<i>N. lasiurus</i> (N)	<i>C. langguthi</i> (N)
Sertão	Crato	63	54
	Missão Velha	0	20
	Triunfo	65	34
	<i>Subtotal Sertão</i>	<i>128</i>	<i>108</i>
Agreste	Agrestina	70	31
	Caruaru	66	35
	Garanhuns	64	35
	Limoeiro da Anadia	33	32
	Palmeira dos Índios	40	32
	Pesqueira	63	29
	<i>Subtotal Agreste</i>	<i>336</i>	<i>194</i>
Zona da Mata	Viçosa	35	30
Total		499	332

Captura de imagens

A captura das imagens ocorreu no Museu Nacional (UFRJ) entre 2022 e 2023. Utilizamos uma câmera Canon EOS M50 com lente macro EF-M 28mm 1:3.5 IS STM. O equipamento foi fixado em suporte de mesa e acionado remotamente para evitar vibrações. As configurações foram padronizadas em ISO 100, abertura f/12 e exposição de 1 segundo, com iluminação fornecida por quatro fontes de luz direcionais e uma auxiliar.

Fotografamos as vistas dorsal, ventral e lateral do crânio, além da vista lateral da mandíbula de indivíduos adultos. Para o posicionamento, utilizamos areia cinética comercial e suportes de elevação. Todas as imagens incluíram uma escala de referência (papel milimetrado) sobre fundo preto para garantir contraste

Variáveis morfométricas

Para a análise morfométrica, digitalizamos 51 marcos anatômicos (landmarks) em três vistas cranianas e uma mandibular de espécimes de *N. lasiurus* e *C. langguthi*, utilizando o software tpsDig2 (Rohlf, 2010). Nas vistas dorsal e ventral, aplicamos os marcos apenas no hemisfério direito do crânio, uma vez que para os objetivos deste projeto assumimos a simetria bilateral, e, portanto, não realizamos análises de assimetria. Selecionamos os marcos anatômicos seguindo os protocolos propostos por Costa, (2013) e Iaeger; Maestri; Fornel, (2021), com a adição de três pontos originais visando refinar a captura da variação na forma do crânio: o ponto mais posterior da região orbital (LM 11), a sutura inferior entre o escamosal e o occipital (LM 25) e o forame jugular (LM 37) (Figura 2). A inclusão destes marcos fundamenta-se na hipótese de que tais estruturas anatômicas incrementam a resolução da geometria craniana, permitindo detectar variações sutis não contempladas nos protocolos anteriores. A amostragem totalizou 499 indivíduos de *N. lasiurus* (coletados em 9 municípios) e 322 de *C. langguthi* (coletados em 10 municípios). Selecionei e fotografei apenas indivíduos adultos, cuja classe etária foi determinada pelo padrão de desgaste dentário (De Oliveira; Strauss; Dos Reis, 1998). Para mitigar o acúmulo de erro de medida, realizei pessoalmente a captura das fotografias e a digitalização dos “landmarks”. A descrição completa de todos os marcos anatômicos encontra-se detalhada no Anexo 1.

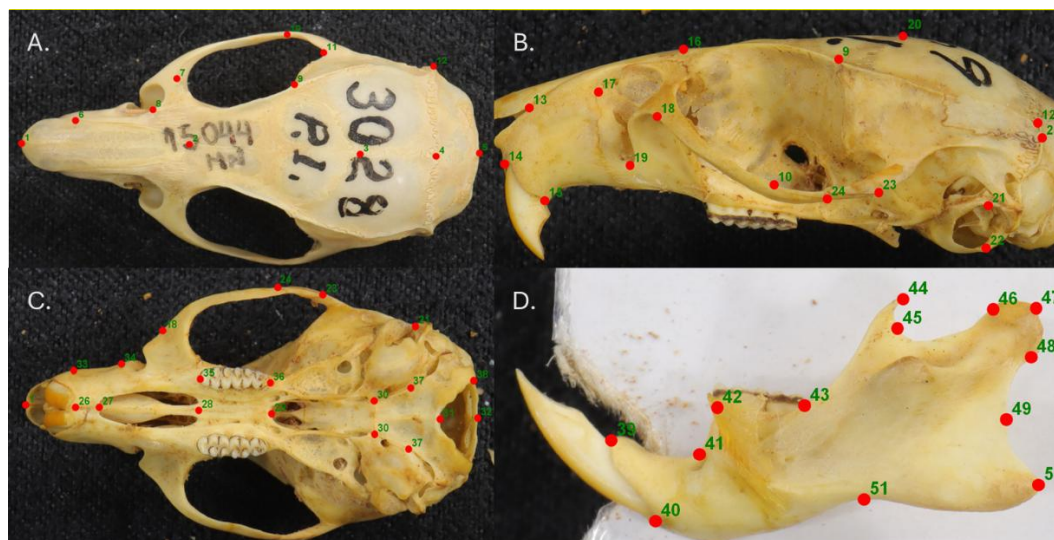


Figura 2: Posições de marcos anatômicos (landmarks) no crânio de *C. langguthi*. (A) vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral do crânio (D) vista lateral da mandíbula.

Variáveis de cobertura vegetal

Selecionamos a porcentagem de cobertura de cada tipo de vegetação nos municípios (Caatinga Hiperxerófila, Caatinga Hipoxerófila, Floresta Subcaducifólia, Floresta Caducifólia e Floresta Subperenifólia) com base no Zoneamento Ecológico-Econômico da Caatinga (“Cenários para o Bioma Caatinga: síntese do diagnóstico e zoneamento ecológico-econômico”, 2004). As proporções foram transformadas em arco-seno para normalização e submetidas a uma Análise de Componentes Principais (PCA). Os dois primeiros eixos (PC1 e PC2), que explicaram mais de 50% da variação, foram adotados como variáveis representativas da vegetação.

Variáveis Climáticas

Foram extraídos os dados das 19 variáveis bioclimáticas, disponíveis no banco de dados Worldclim (Hijmans et al., 2005) (Tabela 2), em uma resolução de 30 arco segundos.

Tabela 2. Variáveis ambientais disponíveis no banco de dados Worldclim.

Número de variável	Explicação
BIO1	Temperatura Média Anual
BIO2	Amplitude térmica diurna média (Média do mês (temperatura máxima - temperatura mín.))
BIO 3	Isotermalidade (BIO2/BIO7) ($\times 100$)
BIO4	Sazonalidade da Temperatura (desvio padrão $\times 100$)

BIO5	Temperatura máxima do mês mais quente
BIO6	Temperatura mínima do mês mais frio
BIO7	Amplitude térmica anual (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente
BIO11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO12	Precipitação Anual
BIO13	Precipitação do mês mais úmido
BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO15	Sazonalidade de Precipitação (Coeficiente de Variação)
BIO16	Precipitação do trimestre mais úmido
BIO17	Precipitação do trimestre mais seco
BIO18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio

Para reduzir a alta colinearidade inerente aos dados climáticos, foi realizado um teste de correlação de Spearman entre todas as variáveis. Variáveis que apresentaram coeficiente de correlação absoluto maior ou igual a 0,7 foram excluídas, conforme recomendado por Zuur; Ieno; Elphick, (2010). A matriz ambiental final foi composta apenas pelas variáveis remanescentes após esse procedimento.

As variáveis selecionadas foram então organizadas em duas matrizes independentes: (i) uma matriz de temperatura, contendo as variáveis resultantes de BIO1 a BIO11, e (ii) uma matriz de precipitação, composta pelas variáveis resultantes de BIO12 a BIO19.

Posteriormente, para reduzir a dimensionalidade dos dados para as análises estatísticas, aplicamos a Análise de Componentes Principais (PCA) em ambas as matrizes. Utilizamos este método com o objetivo de sintetizar a maior porcentagem possível da variação ambiental nos primeiros componentes principais (PCs), otimizando a interpretação dos padrões climáticos.

Análises estatísticas

Preparação e Validação dos Dados Morfométricos

Após a digitalização dos marcos anatômicos, realizamos uma Análise de Procrustes Generalizada (GPA) com as coordenadas de todos os indivíduos para remover os efeitos não relacionados à forma (posição, orientação e escala). A partir dos resultados, calculamos a forma e o tamanho médios para os indivíduos de cada município utilizando o software MorphoJ. Utilizamos o LogCS médio ou o logaritmo da raiz quadrada da soma das distâncias quadradas de cada marco ao centroide, como estimativa do tamanho médio do crânio por município, e as coordenadas de Procrustes médias como as variáveis de forma para as análises subsequentes.

A fim de quantificar o erro de medição na digitalização dos landmarks, realizamos uma Análise de Variância de Procrustes em uma subamostra aleatória de 100 crânios de cada espécie por vista, abrangendo as quatro vistas cranianas e mandibulares. Nas oito análises realizadas, o quadrado médio do erro foi consistentemente inferior ao quadrado médio dos indivíduos, confirmando a alta repetibilidade do processo de marcação dos marcos anatômicos.

Realizamos uma análise de regressão multivariada no MorphoJ (Klingenberg, 2011) das variáveis de forma versus o tamanho para testar a presença de alometria ontogética na amostra. Em todas as vistas de ambas as espécies, a relação alométrica foi estatisticamente significativa ($p < 0,001$), embora a porcentagem da variação da forma explicada pelo tamanho do centroide (CS) tenha sido baixa, (Bader, 2021; Maestri et al., 2016b) variando entre 3% e 7%. Utilizamos, os resíduos dessa regressão como variáveis de forma corrigidas para alometria nas análises subsequentes.

Para reduzir a dimensionalidade desses resíduos de forma, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) sobre a matriz de covariância das coordenadas de Procrustes usando o software MorphoJ (Klingenberg, 2011). Retivemos os três primeiros eixos (PC1, PC2 e PC3), que representaram a maior parte da variação morfológica, como variáveis dependentes nas análises de variância posteriores.

Análise da Variação Morfológica: Dimorfismo Sexual e Diferenças Geográficas

Para investigar a estruturação morfológica das populações, conduzimos Análises de Variância Fatoriais (ANOVAs) utilizando o software Statistica 13 (Statsoft.com, 2016). O modelo estatístico avaliou a influência de dois fatores principais: o sexo para o dimorfismo sexual e a origem geográfica testada em dois níveis: municípios para a análise mais fina descrita como contínua e a mesorregião para a escala mais grossa, descrita como categórica, bem como a interação entre estes fatores (Sexo $\times$ Geografia). Definimos como variáveis dependentes o logaritmo do Tamanho do Centroide (logCS), para representar o tamanho, e os escores dos três primeiros Componentes Principais (PC1, PC2 e PC3), para representar a forma. Esta abordagem permitiu verificar se as diferenças morfométricas ocorrem de maneira consistente entre os sexos e ao longo do gradiente geográfico estudado.

Isolamento pela Distância vs. Isolamento pelo Ambiente

Para avaliar a influência relativa da distância geográfica e das condições ambientais sobre a diferenciação morfológica entre as populações, aplicamos um teste de Mantel utilizando três matrizes de distância: 1) uma matriz de distância morfológica (distâncias de Mahalanobis entre os valores médios da forma das populações), 2) uma matriz de distância geográfica (distâncias euclidianas entre as coordenadas das sedes dos municípios) e 3) uma matriz de distância ambiental (distâncias euclidianas calculadas a partir das variáveis ambientais). O teste avaliou a correlação entre a matriz de distância morfológica e as matrizes geográfica e ambiental, permitindo inferir se a variação na forma é primariamente explicada pela distância geográfica (isolamento pela distância) ou pela adaptação às distintas condições ambientais (seleção natural). Uma explicação pelo espaço independente do ambiente daria uma medida de variações no fluxo gênico neutro entre populações, uma explicação da matriz ambiental independente do espaço representa seleção natural, enquanto a variação conjunta não permite diferenciar entre os dois processos.

Para identificar os principais direcionadores da variação no tamanho e na forma, realizamos uma análise de seleção de modelos. Inicialmente, para cada variável dependente (logCS, PC1, PC2 e PC3), construímos um Modelo global contendo todas as variáveis preditoras. A partir destes modelos globais, geramos e comparamos todas as combinações possíveis de

submodelos incluindo as variáveis isoladas e suas interações para determinar quais conjuntos explicavam mais parcimoniosamente a variação observada.

Os preditores utilizados nos modelos globais foram organizados em quatro matrizes principais:

Temperatura: Os dois primeiros eixos de uma PCA realizada sobre a matriz de variáveis bioclimáticas de temperatura.

Precipitação: Os dois primeiros eixos de uma PCA realizada sobre a matriz de variáveis bioclimáticas de precipitação.

Vegetação: Os dois primeiros eixos de uma PCA aplicada sobre as porcentagens de cobertura vegetal.

Espaço: Os eixos derivados de uma Análise de Componentes Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM), utilizados para capturar a estrutura espacial baseada nas coordenadas geográficas.

A seleção dos melhores modelos pautou-se no Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) (Burnham; Anderson, 2004), sendo selecionados como plausíveis aqueles que apresentaram valores de delta Akaike ($\Delta AICc$) < 2 . Para determinar a força de cada fator ambiental e espacial, calculamos a importância relativa de cada preditor, definida pela soma dos Pesos de Akaike de todos os modelos em que a variável estava presente. Para sintetizar a influência dos preditores, obtivemos a média aritmética da importância relativa agrupando as três vistas cranianas (dorsal, lateral e ventral) para representar o crânio como um todo, mantendo a análise da mandíbula independente.

3.6 Resultados

Variáveis climáticas

A matriz de correlação das variáveis climáticas revelou coeficientes de correlação fortes ($r \geq 0.7$) entre múltiplos pares das variáveis, tanto de temperatura quanto de precipitação. A fim de eliminar a redundância dos dados e garantir a independência das variáveis, procedeu-se com a remoção de um subconjunto de variáveis. Especificamente, as variáveis de temperatura Bio5, Bio6, Bio7, Bio10 e Bio11 foram excluídas devido à sua alta colinearidade com outras. Da mesma forma, as variáveis de precipitação Bio13 e Bio14 foram retiradas da análise.

Assim, o conjunto final de dados utilizado nos modelos subsequentes foi composto por 12 variáveis bioclimáticas: Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio8 e Bio9, representando a matriz de temperatura; e Bio12, Bio15, Bio16, Bio17, Bio18 e Bio19, representando a matriz de precipitação.

Para a matriz de precipitação, os dois primeiros eixos da PCA explicaram 86,9% da variação total ($PC1 = 52,93\%$; $PC2 = 33,97\%$) (Figura 3A). As variáveis que mais contribuíram para o PC1 foram a precipitação anual (Bio 12) e a precipitação do trimestre mais seco (Bio 17), indicando que ele representa um forte gradiente de umidade. Os municípios com clima mais seco, como Caruaru, Pesqueira e Triunfo, foram posicionados no lado esquerdo do gráfico, e os mais úmidos, como Viçosa, Palmeira dos Índios e Limoeiro da Anadia no extremo direito. O PC2, por sua vez, teve contribuição mais forte das variáveis sazonalidade de precipitação (Bio15) e precipitação do trimestre mais úmido (Bio16), indicando um gradiente de sazonalidade da chuva, nesse caso, os municípios que apresentam sazonalidade mais marcada como Crato e Missão Velha, foram posicionados na parte superior do gráfico enquanto aqueles com menor sazonalidade de chuvas como Garanhuns e Caruaru se posicionaram na parte inferior (Figura 3A). No que diz respeito às variáveis de temperatura (Bio1–Bio11) a análise PCA também mostrou uma maior porcentagem nos dois primeiros eixos explicando 86,91% da variação total ($PC1 = 58,05\%$; $PC2 = 28,86\%$). As variáveis que mais contribuíram para o PC1 foram a sazonalidade da temperatura (Bio 4) e a Temperatura média do trimestre mais úmido (Bio 8) o que indica um gradiente térmico, segregando os municípios com maior sazonalidade térmica como, Garanhuns e Pesqueira, daqueles com maior temperatura média durante o trimestre mais úmido, ou seja, os municípios mais secos e quentes como Crato e Missão Velha. Já para o PC2 as variáveis que mais contribuíram foram a temperatura média do trimestre mais seco (Bio 9) e o intervalo diurno médio (Bio 2) que diferenciaram os municípios com base na continentalidade, isolando Limoeiro de Anadia, Palmeira dos Índios e Viçosa dos municípios como Crato e Pesqueira que seja por distancia ou por altitude fogem dos efeitos reguladores de temperatura que oferece o mar (Figura 3B).

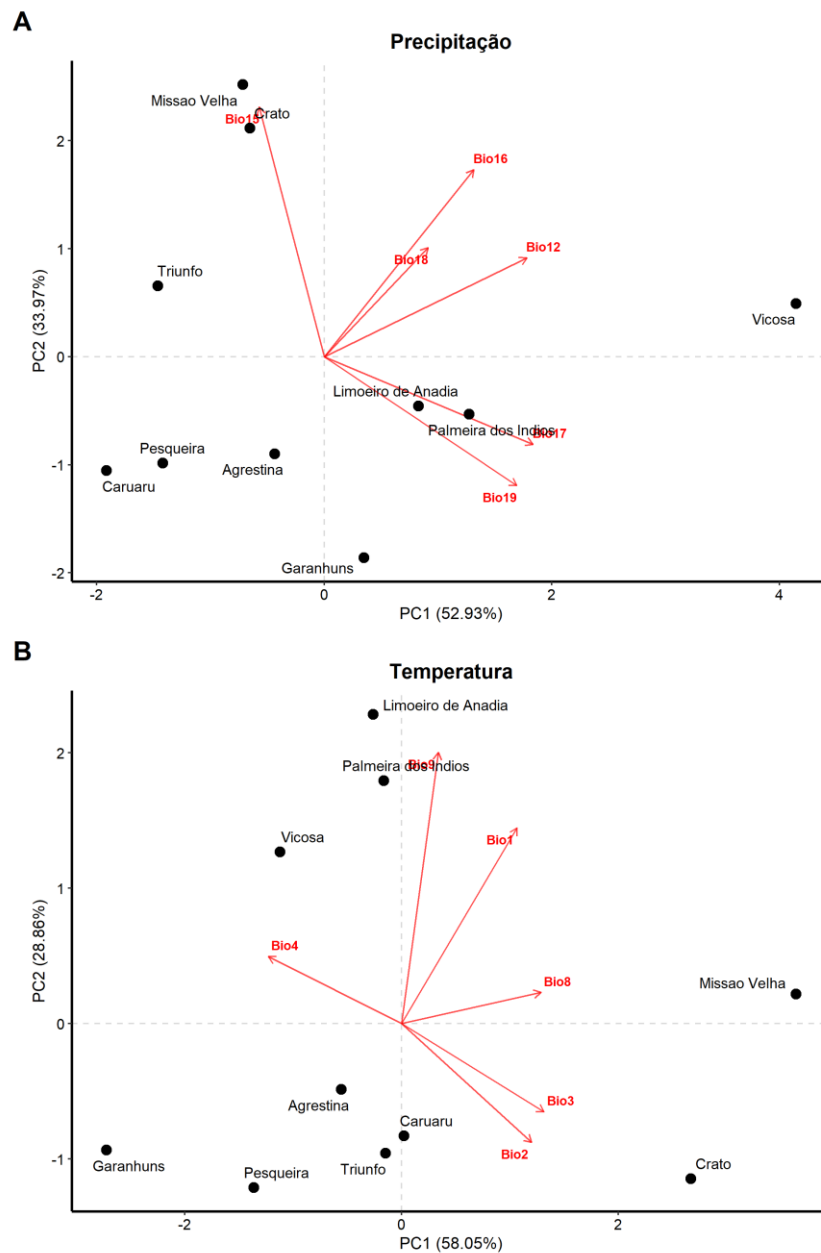


Figura 3: Análises de componentes principais para as variáveis climáticas dos municípios estudados. **(A)** Ordenação com base nas variáveis de precipitação (Bio12–Bio19), onde os dois primeiros eixos explicaram 86,90% da variação total dos dados (PC1 = 52,93%; PC2 = 33,97%). **(B)** Ordenação com base nas variáveis de temperatura (Bio1–Bio11), com os eixos PC1 e PC2 explicando 86,91% da variação total (PC1 = 58,05%; PC2 = 28,86%). Em ambos os painéis, os pontos coloridos representam os municípios e os vetores vermelhos indicam a direção e a força da influência de cada variável climática.

Vegetação

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais para a cobertura vegetal explicaram conjuntamente 75,46% da variação total (PC1 = 46,55%; PC2 = 28,91%), revelando os principais gradientes de vegetação entre os municípios estudados (Figura 4). O primeiro componente (PC1) estabeleceu o principal gradiente fitofisionômico, segregando os

municípios com predomínio de cobertura de Caatinga daqueles com maior cobertura de formações florestais. Municípios como Caruaru, Agrestina e Pesqueira demonstraram forte associação com a Caatinga Hipoxerófila. Em contraste, o segundo componente (PC2) diferenciou os tipos de vegetação, opondo áreas de Floresta Caducifólia e Subcaducifólia para municípios como Palmeira dos Índios e Viçosa, a áreas de Floresta Subperenifólia e Caatinga Hiperxerófila, que se associaram a municípios como Garanhuns e Triunfo, respectivamente.

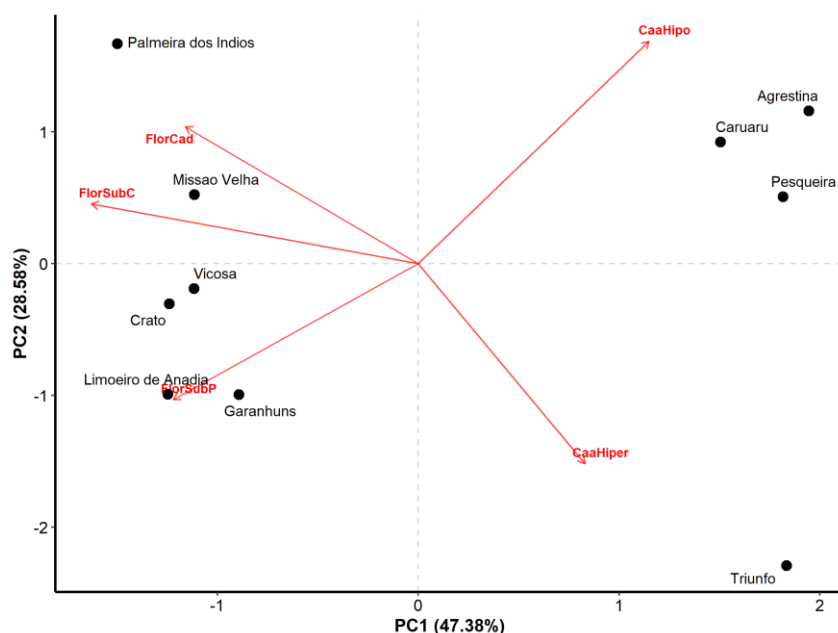


Figura 4. Biplot, Análise de Componentes Principais relacionando os municípios estudados com as variáveis de cobertura vegetal. Os eixos representam os dois primeiros componentes principais e a porcentagem da variação total explicada por cada um. CaatHipo: Caatinga Hipoxerófila; CaatHiper: Caatinga Hiperxerófila; FlorCad: Floresta Caducifólia; FlorSubC: Floresta Subcaducifólia; e FlorSubP: Floresta Subperenifólia.

Variação Morfológica: Dimorfismo Sexual e Diferenças Geográficas

Variação categórica (mesorregiões)

Para a variação categórica no tamanho do crânio (LogCS; Tabela 3), *C. langguthi* não apresentou dimorfismo sexual significativo em nenhuma das vistas analisadas. No entanto, o efeito da mesorregião sobre o LogCS foi significativo para todas as vistas ($p < 0,02$). A Figura 5 ilustra que os espécimes provenientes do Agreste possuem crânios e mandíbulas maiores em comparação aos do Sertão. A Zona da Mata, embora apresente valores intermediários de

tamanho, destaca-se pela elevada variância intragrupal, contrastando com a maior homogeneidade observada nas populações do Agreste e Sertão.

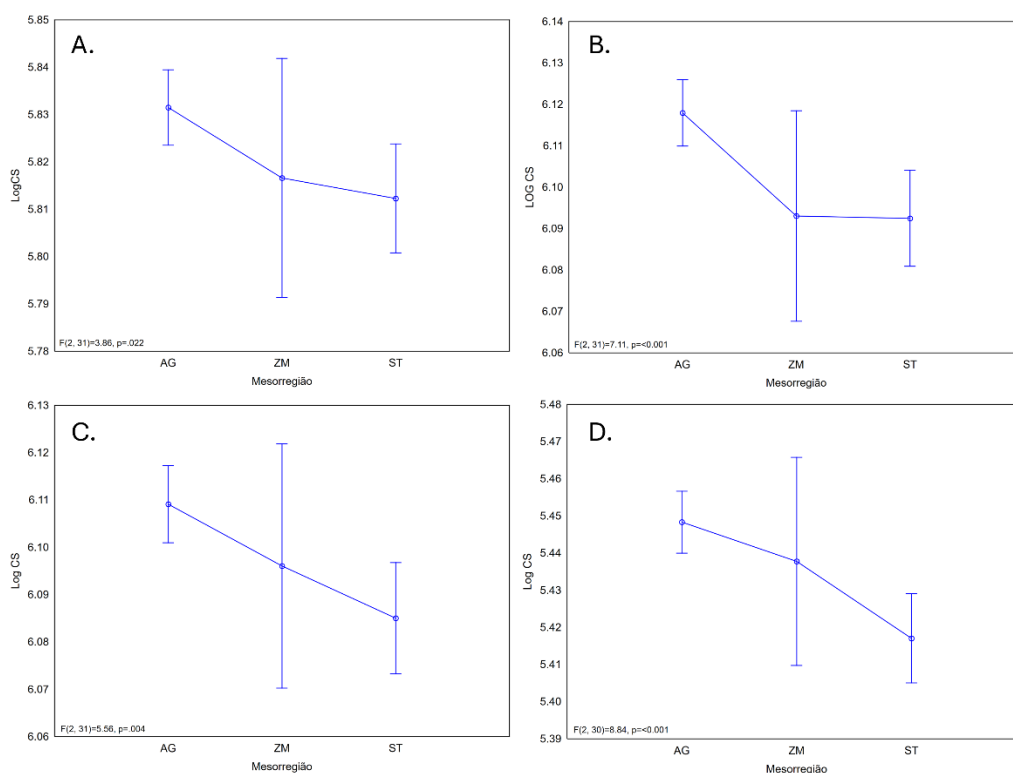


Figura 5: Variação categórica no tamanho do crânio (Log CS) para *Cerradomys langguthi*, apresentada por vistas cranianas: (A) dorsal, (B) lateral, (C) ventral e (D) mandíbula. O eixo “x” indica as mesorregiões: Agreste (AG), Zona da Mata (ZM) e Sertão (ST). Os pontos centrais representam as médias estimadas e as barras verticais indicam o Intervalo de Confiança de 95%.

Em contraste, *N. lasiurus*, apresentou efeitos significativos tanto do sexo quanto da mesorregião (Tabela 3). Geograficamente, os espécimes da Zona da Mata (ZM) possuem consistentemente as menores dimensões de crânio e mandíbula quando comparados aos do Agreste e Sertão (Figura 6). Embora os machos sejam significativamente maiores na maioria dos cenários, detectamos uma interação significativa entre sexo e mesorregião nas vistas dorsal ($p=0,008$) e ventral ($p=0,02$). Esse resultado indica que a magnitude e a direção do dimorfismo sexual variam conforme a localidade: enquanto no Agreste e na Zona da Mata os machos são maiores, no Sertão observa-se uma inversão dessa tendência, com as fêmeas apresentando tamanhos superiores às dos machos nessas vistas cranianas."

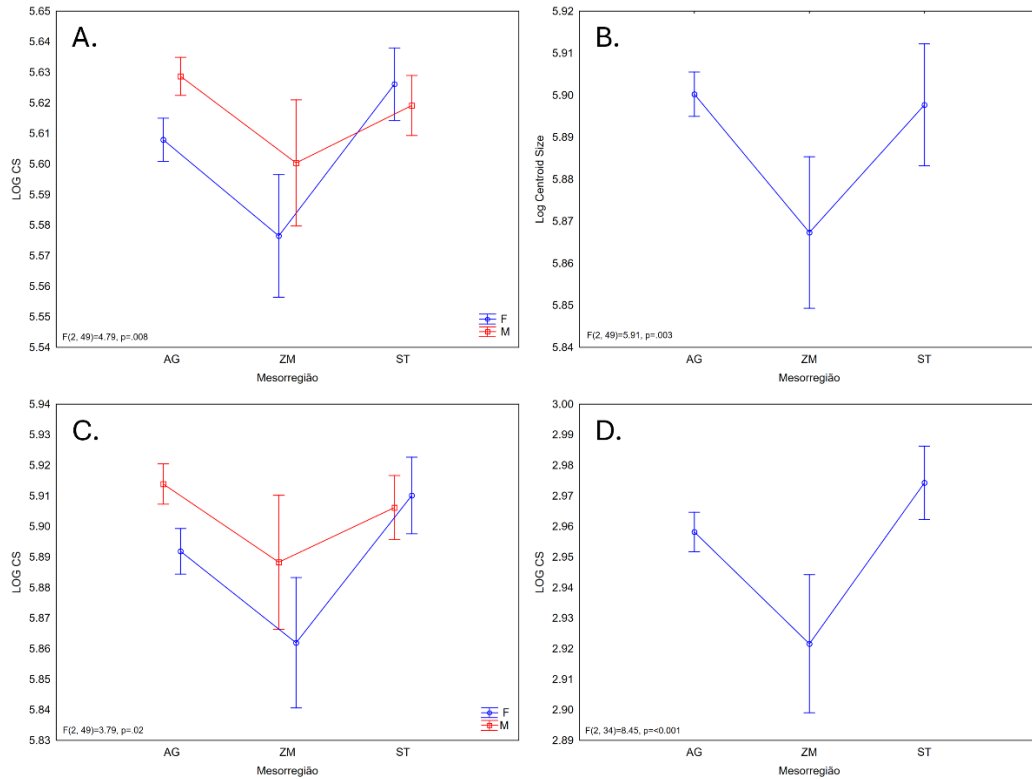


Figura 6: Variação categórica e dimorfismo sexual no tamanho do crânio (Log CS) de *Necromys lasiurus*. Os painéis mostram a interação entre sexo e mesoregião para as vistas (A) dorsal e (C) ventral, onde linhas separadas indicam machos (vermelho) e fêmeas (azul). Para as vistas (B) lateral e (D) mandíbula, os dados foram sumarizados para demonstrar o efeito principal da mesoregião. Pontos centrais indicam as médias e barras verticais representam o Intervalo de Confiança de 95%.

Tabela 3: ANOVA fatorial para tamanho do crânio (LogCS) em *C. langguthi* e *N. lasiurus*. (SS) Soma dos quadrados, (DF) graus de liberdade, (MS) quadrado médio, estatística F e valor de significância (p). Em vermelho os resultados estatisticamente significativos.

Especie	Vista	Effect	SS	DF	MS	F	p
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	Sexo	0.01	1.00	0.01	2.00	0.20
	Dorsal	Mesoregião	0.02	2.00	0.01	4.00	0.02
	Lateral	Sexo	0.01	1.00	0.01	2.00	0.19
	Lateral	Mesoregião	0.05	2.00	0.02	7.00	0.00
	Ventral	Sexo	0.01	1.00	0.01	2.00	0.22
	Ventral	Mesoregião	0.04	2.00	0.02	6.00	0.00
	Mandíbula	Sexo	0.01	1.00	0.01	1.00	0.22
	Mandíbula	Mesoregião	0.06	2.00	0.03	9.00	0.00
<i>Necromys</i>	Dorsal	Sexo	0.01	1.00	0.01	5.00	0.03
	Dorsal	Mesoregião	0.03	2.00	0.02	9.00	0.00
	Dorsal	Sexo* Meso	0.02	2.00	0.01	5.00	0.00
	Lateral	Sexo	0.00	1.00	0.00	1.00	0.33
	Lateral	Mesoregião	0.03	2.00	0.02	6.00	0.00
	Ventral	Sexo	0.01	1.00	0.01	6.00	0.02
	Ventral	Mesoregião	0.03	2.00	0.02	7.00	0.00

	Ventral	Sexo* Meso	0.02	2.00	0.01	4.00	0.02
	Mandíbula	Sexo	0.01	1.00	0.01	3.90	0.05
	Mandíbula	Mesorregião	0.05	2.00	0.02	8.50	0.00

Com relação à variação na forma do crânio (Tabela 4), a análise de variância revelou dinâmicas distintas entre os componentes principais para *C. langguthi*. O primeiro componente “PC1”, que retém a maior variabilidade morfológica (18 a 39%), foi estritamente moldado pelas mesorregiões em todas as vistas cranianas ($p < 0,05$). Para a vista lateral o PC1 exibiu uma descontinuidade morfológica com escores elevados exclusivos da Zona da Mata, enquanto as vistas ventral e mandibular demonstram uma divergência mais linear, com espécimes do Sertão diferenciando-se dos demais (Figura 7). O PC2 revelou um dimorfismo sexual puro e independente da geografia na mandibular ($p=0,02$), indicando diferenças estruturais consistentes entre machos e fêmeas. Já a vista ventral foi a única que apresentou diferenças causadas pelas mesorregiões ($p=0,02$) onde se observa um padrão decrescente na forma do agreste para o sertão (Anexo 2). No PC3, observou-se uma retomada do sinal geográfico para as vistas ventral e mandibular ($p=0,03$), reforçando a distinção entre as mesorregiões em aspectos secundários da forma. Adicionalmente, na vista dorsal, o PC3 evidenciou uma interação significativa entre sexo e mesorregião ($p=0,04$), sugerindo que, para esta vista específica, as diferenças sexuais na forma não são estáticas, mas variam conforme a localidade.

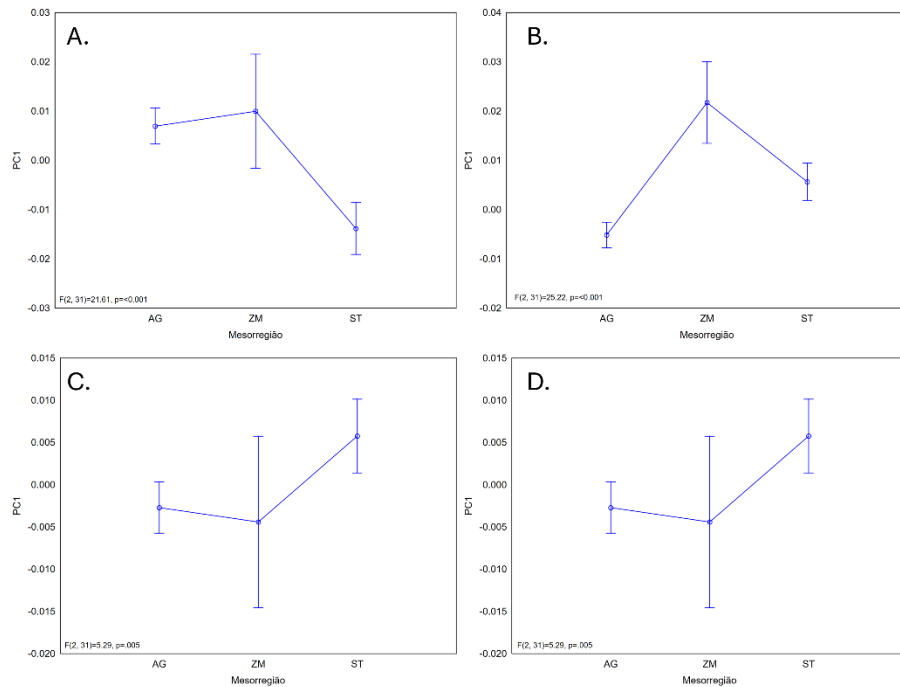


Figura 7: Variação categórica na forma do crânio (PC1) de *Cerradomys langguthi*. Os gráficos apresentam as médias estimadas e o Intervalo de Confiança de 95% para as vistas (A) dorsal, (B) lateral, (C) ventral e (D) mandíbula. O eixo “X” indica as mesorregiões AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão.

Para *N. lasiurus* o primeiro componente principal (PC1), observou-se uma dicotomia funcional nos fatores determinantes. Na vista dorsal, o dimorfismo sexual foi o único fator significativo ($p=0,04$), revelando que machos tendem a apresentar escores de forma superiores aos das fêmeas, independentemente da origem geográfica (Figura 8-A). Em contraste, nas vistas lateral, ventral e mandíbula, a variação no PC1 foi estritamente geográfica ($p < 0,001$) (Figura 8 B-D). A Zona da Mata apresentou um pico de divergência com escores positivos para a mandíbula, enquanto na vista ventral observa-se o padrão inverso. Nos componentes subsequentes (PC2 e PC3), as mesorregiões foram os ordenadores primários da forma (Tabela 4), com padrões visuais que corroboram a distinção da Zona da Mata. O PC2 evidenciou um padrão de escores reduzidos na Zona da Mata para as vistas dorsal e lateral (Anexo 2). Por fim, o PC3 demonstrou o oposto, com picos de escores elevados na Zona da Mata para as mesmas vistas. Diferentemente da espécie anterior, não foram detectadas interações significativas entre sexo e mesorregião para a forma em *N. lasiurus*.

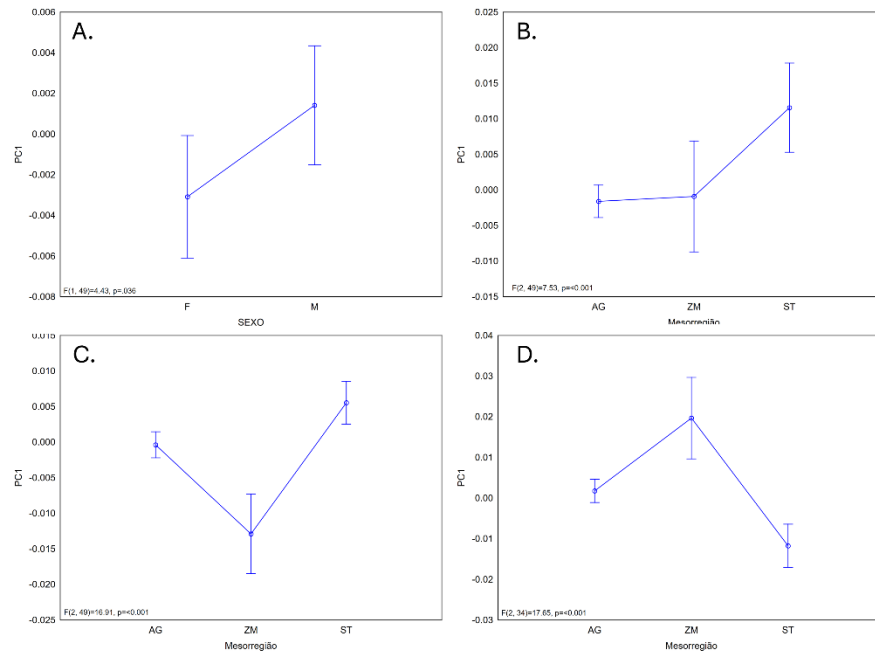


Figura 8: Variação categórica na forma do crânio (PC1) de *Necromys lasiurus*. (A) Vista dorsal: efeito significativo do dimorfismo sexual (M: Machos; F: Fêmeas). (B) Vista lateral, (C) Vista ventral e (D) Mandíbula: variação geográfica entre as mesorregiões (AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão). As barras verticais indicam o Intervalo de Confiança de 95%.

Tabela 4: ANOVA fatorial para a forma do crânio, representada pelos três primeiros eixos da Análise de Componentes Principais para *C. langguthi* e *N. lasiurus*. (SS) Soma dos quadrados, (DF) graus de liberdade, (MS) quadrado médio, estatística F e valor de significância (p). Em vermelho os resultados estatisticamente significativos.

Especie	Vista	PC	Effect	SS	DF	MS	F	p
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	1	Sexo	0.00	1	0.00	1.49	0.22
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	1	Mesorregiao	0.03	2	0.01	21.61	0.00
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	1	Sexo*Mesorregiao	0.00	2	0.00	3.56	0.03
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.54	0.46
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	2.05	0.13
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	3	Sexo	0.00	1	0.00	4.17	0.04
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	2.39	0.09
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	3	Sexo*Mesorregiao	0.00	2	0.00	3.20	0.04
<i>Cerradomys</i>	Lateral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.14	0.71
<i>Cerradomys</i>	Lateral	1	Mesorregiao	0.02	2	0.01	25.22	0.00
<i>Cerradomys</i>	Lateral	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.99	0.32
<i>Cerradomys</i>	Lateral	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	2.76	0.06
<i>Cerradomys</i>	Lateral	3	Sexo	0.00	1	0.00	3.35	0.07
<i>Cerradomys</i>	Lateral	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.45	0.64
<i>Cerradomys</i>	Ventral	1	Sexo	0.00	1	0.00	1.46	0.23
<i>Cerradomys</i>	Ventral	1	Mesorregiao	0.00	2	0.00	5.29	0.01
<i>Cerradomys</i>	Ventral	2	Sexo	0.00	1	0.00	5.46	0.02
<i>Cerradomys</i>	Ventral	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.72	0.49
<i>Cerradomys</i>	Ventral	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.78	0.38

<i>Cerradomys</i>	Ventral	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	3.46	0.03
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	1	Sexo	0.00	1	0.00	1.46	0.23
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	1	Mesorregiao	0.00	2	0.00	5.29	0.01
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	2	Sexo	0.00	1	0.00	5.46	0.02
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.72	0.49
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.78	0.38
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	3.46	0.03
<i>Necomys</i>	Dorsal	1	Sexo	0.00	1	0.00	4.43	0.04
<i>Necomys</i>	Dorsal	1	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.68	0.51
<i>Necomys</i>	Dorsal	2	Sexo	0.00	1	0.00	1.92	0.17
<i>Necomys</i>	Dorsal	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	9.60	0.00
<i>Necomys</i>	Dorsal	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.30	0.58
<i>Necomys</i>	Dorsal	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	9.00	0.00
<i>Necomys</i>	Lateral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.19	0.67
<i>Necomys</i>	Lateral	1	Mesorregiao	0.01	2	0.00	7.53	0.00
<i>Necomys</i>	Lateral	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.00	0.97
<i>Necomys</i>	Lateral	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	3.42	0.03
<i>Necomys</i>	Lateral	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.01	0.94
<i>Necomys</i>	Lateral	3	Mesorregiao	0.01	2	0.00	16.14	0.00
<i>Necomys</i>	Ventral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.00	0.95
<i>Necomys</i>	Ventral	1	Mesorregiao	0.01	2	0.00	16.91	0.00
<i>Necomys</i>	Ventral	2	Sexo	0.00	1	0.00	1.06	0.30
<i>Necomys</i>	Ventral	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	4.00	0.02
<i>Necomys</i>	Ventral	3	Sexo	0.00	1	0.00	1.06	0.30
<i>Necomys</i>	Ventral	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	4.00	0.02
<i>Necomys</i>	Mandibula	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.00	0.97
<i>Necomys</i>	Mandibula	1	Mesorregiao	0.02	2	0.01	17.66	0.00
<i>Necomys</i>	Mandibula	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.28	0.60
<i>Necomys</i>	Mandibula	2	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.29	0.75
<i>Necomys</i>	Mandibula	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.02	0.88
<i>Necomys</i>	Mandibula	3	Mesorregiao	0.00	2	0.00	0.17	0.84

Variação contínua (Municípios)

As análises de variância para o tamanho do crânio e da mandíbula em *C. langguthi* (Tabela 5) confirmaram que a variação observada é estritamente geográfica e que se observa em escalas mais finas como a escala contínua. Não foi detectado dimorfismo sexual significativo em nenhuma das vistas analisadas ($p > 0,05$), nem interações entre os fatores. O fator município apresentou um efeito altamente significativo ($p < 0,001$) em todas as estruturas. Observa-se uma tendência de espécimes com maiores dimensões em municípios como Limoeiro da

Anadia, enquanto municípios como Triunfo e Pesqueira apresentam consistentemente os menores valores de tamanho do centroide, tanto para o crânio quanto para a mandíbula (figura 9).

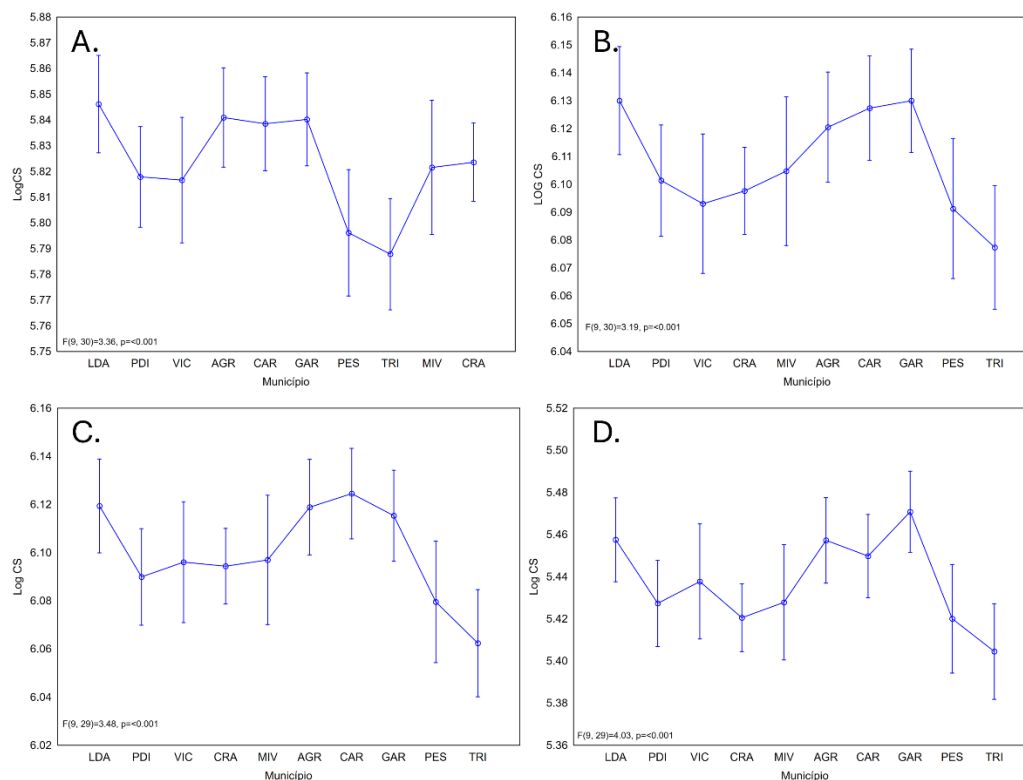


Figura 9: Variação contínua do tamanho do crânio (Log CS) para *C. langguthi*. As médias e Intervalos de Confiança de 95% são apresentados para as vistas (A) dorsal, (B) lateral, (C) ventral e (D) mandíbula. municípios: LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CRA: Crato; MIV: Missão Velha; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CAR: Caruaru.

Para *N. lasiurus*, a análise revelou um cenário distinto, caracterizado por efeitos significativos e independentes tanto do município quanto do sexo (Tabela 5). *Necromys lasiurus* exibe um marcado dimorfismo sexual em todas as vistas cranianas e na mandíbula ($p < 0,001$), com os machos apresentando dimensões significativamente maiores que as fêmeas. Não houve interação significativa entre sexo e município, indicando que essa diferença de tamanho entre os sexos se mantém constante independentemente da localidade.

Quanto à variação geográfica, o efeito do município foi igualmente significativo ($p < 0,001$). Os gráficos (Figura 10) demonstram uma forte oscilação nas médias de tamanho entre as populações, destacando-se os municípios de Viçosa e Caruaru com valores consistentemente

menores, contrastando com as maiores dimensões observadas em localidades como Garanhuns e Triunfo.

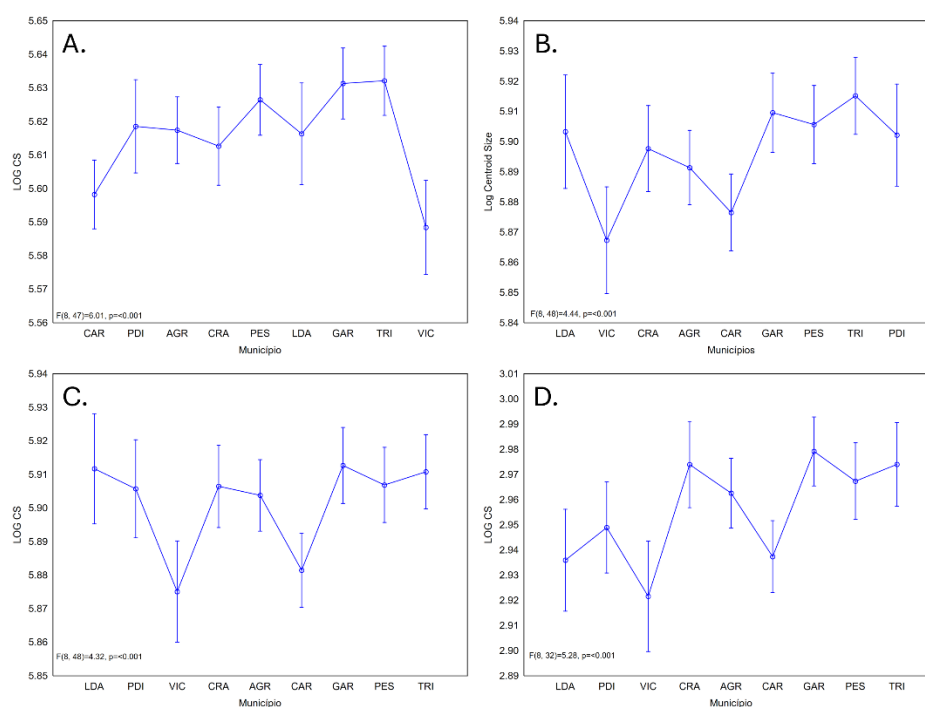


Figura 10: Variação geográfica contínua no tamanho (Log CS) de *Necromys lasiurus*. Os painéis ilustram as médias por município para as vistas (A) dorsal, (B) lateral, (C) ventral e (D) mandíbula. As barras verticais indicam o Intervalo de Confiança de 95%. Municípios: LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CRA: Crato; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CAR: Caruaru.

Tabela 5: ANOVA fatorial para a variação no tamanho do crânio (LogCS) de *C. langguthi* e *N. lasiurus*, em relação ao sexo e município. (SS) Soma dos quadrados, (DF) graus de liberdade, (MS) quadrado médio, estatística F e valor de significância (p). Em vermelho os resultados estatisticamente significativos.

Especie	Vista	Effect	SS	DF	MS	F	p
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	Sexo	0.01	1.00	0.01	2.41	0.12
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	Município	0.09	9.00	0.01	3.36	0.00
<i>Cerradomys</i>	Lateral	Sexo	0.01	1.00	0.01	2.00	0.22
<i>Cerradomys</i>	Lateral	Município	0.09	9.00	0.01	3.00	0.00
<i>Cerradomys</i>	Ventral	Sexo	0.00	1.00	0.00	1.00	0.36
<i>Cerradomys</i>	Ventral	Município	0.10	9.00	0.01	3.00	0.00
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	Sexo	0.00	1.00	0.00	1.00	0.36
<i>Cerradomys</i>	Mandibula	Município	0.10	9.00	0.01	3.00	0.00
<i>Necromys</i>	Dorsal	Sexo	0.03	1.00	0.03	17.00	0.00
<i>Necromys</i>	Dorsal	Município	0.09	8.00	0.01	6.00	0.00
<i>Necromys</i>	Lateral	Sexo	0.02	1.00	0.02	9.00	0.00
<i>Necromys</i>	Lateral	Município	0.10	8.00	0.01	4.00	0.00
<i>Necromys</i>	Ventral	Sexo	0.03	1.00	0.03	16.00	0.00
<i>Necromys</i>	Ventral	Município	0.07	8.00	0.01	4.00	0.00

<i>Necromys</i>	Mandíbula	Sexo	0.03	1.00	0.03	13.00	0.00
<i>Necromys</i>	Mandíbula	Município	0.11	8.00	0.01	5.00	0.00

A análise da variação na forma (Tabela 6) indicou que a variação morfológica em *C. langguthi* é estruturada primariamente pela escala municipal, com nuances dependentes da vista craniana. Para a vista dorsal e a mandíbula, o município foi o único fator significativo ($p < 0,001$). Observa-se uma acentuada heterogeneidade geográfica: na vista dorsal, espécimes de Limoeiro de Anadia e Palmeira dos Índios apresentam escores positivos elevados, divergindo dos valores negativos observados em Triunfo. Já na mandíbula, nota-se uma inversão parcial desse padrão, com Triunfo apresentando médias positivas, contrastando com os menores escores em Caruaru (Figura 11). Na vista lateral (Figura 11-B), Viçosa destaca-se com um pico de divergência morfológica com escores positivos, em relação às demais localidades. Por fim, na vista ventral (Figura 11-C) não houve efeito isolado do município ($p=0,09$), mas sim uma interação significativa entre sexo e município ($p=0,01$), evidenciada pelo cruzamento das médias de machos e fêmeas entre as localidades, indicando que o dimorfismo na forma ventral é dependente do contexto local. Nos componentes subsequentes PC2 e PC3 (Anexo 3), a influência do município manteve-se significativa para a maioria das vistas.

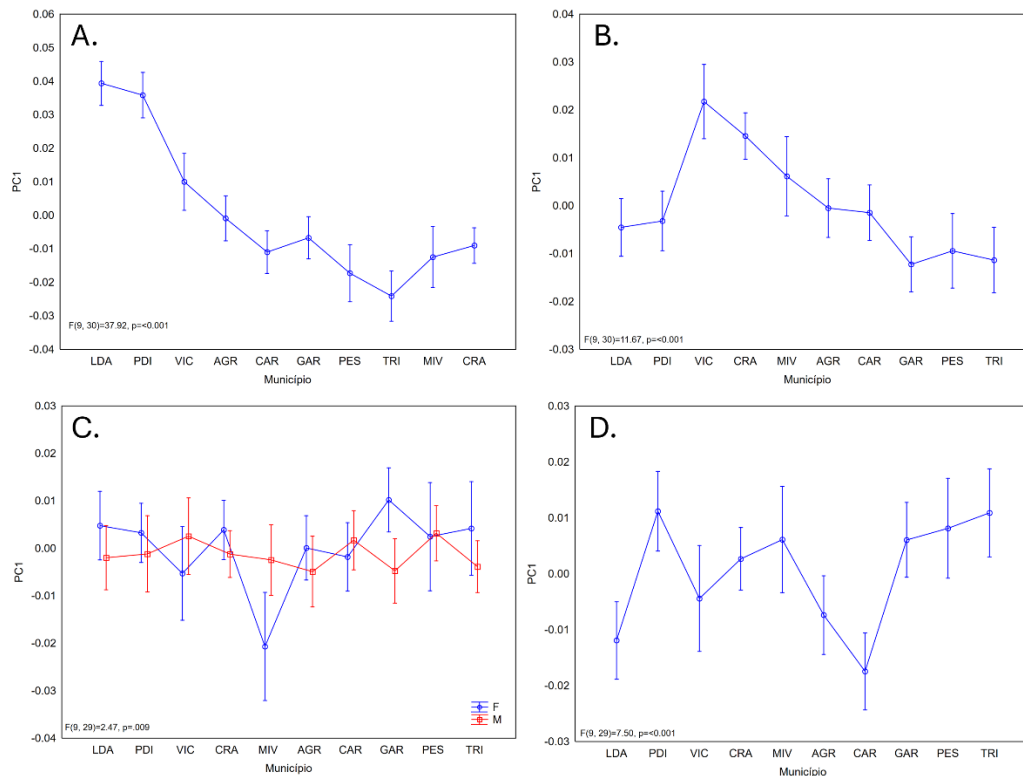


Figura 11: Variação geográfica na forma do crânio de *C. langguthi* em escala contínua. (A) Vista dorsal; (B) Vista lateral; (C) Vista ventral (interação sexo*município); (D) Mandíbula. As barras representam o Intervalo de Confiança de 95%. municípios: LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CRA: Crato; MIV: Missão Velha; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CAR: Caruaru.

Para *N. lasiurus*, a escala municipal também se revelou o principal determinante da forma craniana (Tabela 6), porém com padrões de dimorfismo sexual mais evidentes do que em *C. langguthi*. Na vista dorsal do PC1, detectou-se uma interação significativa entre sexo e município ($p=0,02$) (Figura 12-A). Nas demais vistas, a variação do PC1 foi estritamente geográfica ($p < 0,001$). A vista ventral (Figura 12-C) exibe um padrão de variação quase linear, com escores negativos acentuados em Limoeiro de Anadia e Palmeira dos Índios ascendendo para escores positivos em Garanhuns e Caruaru. A mandíbula (Figura 12-D) e a vista lateral (Figura 12-B) corroboram a distinção de Viçosa e Crato, que apresentaram picos de divergência em relação às populações vizinhas. Os componentes secundários PC2 e PC3 (Anexo 3) reforçaram estes resultados ($p < 0,001$) em todas as vistas.

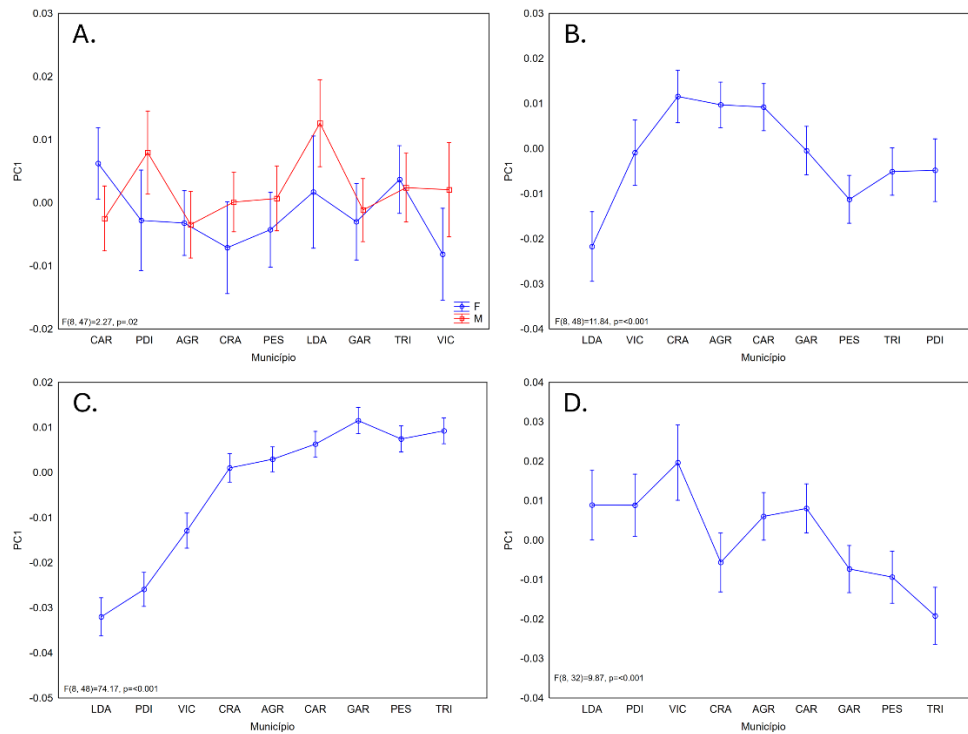


Figura 12: Variação da forma do crânio (PC1) de *N. lasiurus* em escala contínua. (A) Vista dorsal: interação significativa entre sexo e município, onde linhas separadas indicam a variação distinta para Machos (vermelho) e fêmeas (azul). (B) Vista lateral, (C) Vista ventral e (D) Mandíbula. Barras verticais indicam o Intervalo de Confiança de 95%. Municípios: LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CRA: Crato; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CAR: Caruaru.

Tabela 6: ANOVA fatorial para a variação na forma do crânio para *C. langguthi* e *N. lasiurus*. São avaliados os efeitos do Sexo, do Município de coleta e de sua interação (Sexo*município). (SS) Soma dos quadrados, (DF) graus de liberdade, (MS) quadrado médio, estatística F e valor de significância (p). Em vermelho os resultados estatisticamente significativos.

Especie	Vista	PC	Effect	SS	DF	MS	F	p
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	1	Sexo	0.00	1	0.00	2.10	0.15
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	1	Município	0.12	9	0.01	37.93	0.00
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	2	Sexo	0.00	1	0.00	1.57	0.21
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	2	Município	0.01	9	0.00	4.45	0.00
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	3	Sexo	0.00	1	0.00	1.97	0.16
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	3	Município	0.00	9	0.00	1.44	0.17
<i>Cerradomys</i>	Lateral	1	Sexo	0.00	1	0.00	2.59	0.11
<i>Cerradomys</i>	Lateral	1	Município	0.03	9	0.00	11.67	0.00
<i>Cerradomys</i>	Lateral	2	Sexo	0.00	1	0.00	1.13	0.29
<i>Cerradomys</i>	Lateral	2	Município	0.01	9	0.00	2.87	0.00
<i>Cerradomys</i>	Lateral	3	Sexo	0.01	1	0.01	2.00	0.19
<i>Cerradomys</i>	Lateral	3	Município	0.05	2	0.02	7.00	0.00
<i>Cerradomys</i>	Ventral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.64	0.43
<i>Cerradomys</i>	Ventral	1	Município	0.00	9	0.00	1.68	0.09
<i>Cerradomys</i>	Ventral	1	Sexo*município	0.00	9	0.00	2.47	0.01

<i>Cerradomys</i>	Ventral	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.07	0.79
<i>Cerradomys</i>	Ventral	2	Município	0.01	9	0.00	7.66	0.00
<i>Cerradomys</i>	Ventral	3	Sexo	0.00	1	0.00	1.71	0.19
<i>Cerradomys</i>	Ventral	3	Município	0.00	9	0.00	6.47	0.00
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.82	0.37
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	1	Município	0.03	9	0.00	7.50	0.00
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.88	0.35
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	2	Município	0.01	9	0.00	2.48	0.01
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.07	0.79
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	3	Município	0.01	9	0.00	5.53	0.00
<i>Cerradomys</i>	Mandíbula	3	Sexo*município	0.01	9	0.00	2.22	0.02
<i>Necromys</i>	Dorsal	1	Sexo	0.00	1	0.00	6.93	0.01
<i>Necromys</i>	Dorsal	1	Município	0.00	8	0.00	2.42	0.01
<i>Necromys</i>	Dorsal	1	Sexo*município	0.00	8	0.00	2.27	0.02
<i>Necromys</i>	Dorsal	2	Sexo	0.00	1	0.00	1.44	0.23
<i>Necromys</i>	Dorsal	2	Município	0.01	8	0.00	4.76	0.00
<i>Necromys</i>	Dorsal	3	Sexo	0.00	1	0.00	1.60	0.21
<i>Necromys</i>	Dorsal	3	Município	0.01	8	0.00	9.55	0.00
<i>Necromys</i>	Lateral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.32	0.57
<i>Necromys</i>	Lateral	1	Município	0.04	8	0.01	11.84	0.00
<i>Necromys</i>	Lateral	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.96	0.33
<i>Necromys</i>	Lateral	2	Município	0.02	8	0.00	7.45	0.00
<i>Necromys</i>	Lateral	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.21	0.65
<i>Necromys</i>	Lateral	3	Município	0.02	8	0.00	9.63	0.00
<i>Necromys</i>	Ventral	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.00	0.96
<i>Necromys</i>	Ventral	1	Município	0.08	8	0.01	74.17	0.00
<i>Necromys</i>	Ventral	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.02	0.90
<i>Necromys</i>	Ventral	2	Município	0.02	8	0.00	15.00	0.00
<i>Necromys</i>	Ventral	3	Sexo	0.00	1	0.00	2.11	0.15
<i>Necromys</i>	Ventral	3	Município	0.00	8	0.00	3.21	0.00
<i>Necromys</i>	Mandíbula	1	Sexo	0.00	1	0.00	0.01	0.91
<i>Necromys</i>	Mandíbula	1	Município	0.04	8	0.00	9.87	0.00
<i>Necromys</i>	Mandíbula	2	Sexo	0.00	1	0.00	0.20	0.66
<i>Necromys</i>	Mandíbula	2	Município	0.01	8	0.00	4.58	0.00
<i>Necromys</i>	Mandíbula	3	Sexo	0.00	1	0.00	0.80	0.37
<i>Necromys</i>	Mandíbula	3	Município	0.00	8	0.00	2.56	0.01

Padrões Ecogeográficos: Isolamento pelo Ambiente e pela Distância

A avaliação dos padrões ecogeográficos por meio dos testes de Mantel indicou que a estruturação morfológica de ambas as espécies responde de maneira distinta às pressões ambientais e à geografia. De modo geral, houve uma predominância de associações positivas entre a dissimilaridade morfológica e a distância ambiental, caracterizando um padrão

compatível com o Isolamento pelo Ambiente (IBE). Em contrapartida, o papel da distância geográfica pura (IBD) mostrou-se secundário ou inexistente na estruturação das populações (Tabela 7).

Em *N. lasiurus*, a influência do ambiente sobre a forma foi heterogênea entre as estruturas cranianas. A associação mais robusta foi detectada na vista ventral, onde a correlação atingiu valores de $r = 0,21$ ($p < 0,001$) para a amostra total, mantendo-se significativa também nas análises separadas por sexo. Além disso, observou-se que as fêmeas apresentam uma resposta morfológica ao ambiente mais ampla do que os machos, exibindo correlações significativas também nas vistas lateral e dorsal. Quanto ao isolamento pela distância, este fator foi negligenciável para a maioria das variáveis, manifestando-se de forma tênue e exclusiva na mandíbula das fêmeas ($r = 0,10$; $p = 0,03$).

Em *C. langguthi*, o padrão de Isolamento pelo Ambiente revelou-se mais consistente e generalizado. A dissimilaridade morfológica correlacionou-se significativamente com a variação ambiental em todas as vistas cranianas avaliadas na análise conjunta. As vistas dorsal e lateral, em particular, apresentaram sinais consistentes de estruturação ambiental tanto para machos quanto para fêmeas. Diferentemente da espécie anterior, não foi detectada qualquer evidência de isolamento pela distância para *C. langguthi*, uma vez que as correlações com a geografia não foram significativas em nenhuma das configurações testadas. Os parâmetros estatísticos detalhados para todas as combinações de vistas e sexos encontram-se sumarizados na Tabela 7.

Tabela 7: Resultados dos testes de Mantel correlacionando as matrizes de dissimilaridade morfológica com as matrizes de dissimilaridade ambiental (Isolamento pelo Ambiente - IBE) e distância geográfica (Isolamento pela Distância - IBD) para as espécies *N. lasiurus* e *C. langguthi*. As análises foram segmentadas por sexo (M = Machos, F = Fêmeas).

Especie	Vista	Sexo	Test	r	p
<i>Necromys</i>	Ventral	Ambos	IBE	0.21	<i>0.00</i>
			IBD	-0.08	1.00
		F	IBE	0.24	<i>0.00</i>
			IBD	-0.07	0.93
		M	IBE	0.19	<i>0.00</i>
			IBD	-0.08	0.98
	Mandibula	Ambos	IBE	0.02	0.20
			IBD	0.04	0.13
		M	IBE	0.05	0.12
			IBD	0.01	0.40

		F	IBE	-0.01	0.60
			IBD	0.10	<i>0.03</i>
	Lateral	Ambos	IBE	0.06	<i>0.01</i>
			IBD	0.00	0.50
		M	IBE	0.03	0.17
			IBD	0.02	0.31
		F	IBE	0.09	<i>0.01</i>
			IBD	-0.01	0.58
	Dorsal	Ambos	IBE	0.01	0.31
			IBD	0.02	0.23
		M	IBE	-0.02	0.78
			IBD	0.03	0.18
		F	IBE	0.06	<i>0.05</i>
			IBD	0.02	0.35
<i>Cerradomys</i>	Dorsal	Ambos	IBE	0.11	<i>0.00</i>
			IBD	-0.01	0.67
		M	IBE	0.08	<i>0.02</i>
			IBD	0.02	0.31
		F	IBE	0.13	<i>0.00</i>
			IBD	-0.02	0.67
	Lateral	Ambos	IBE	0.12	<i>0.00</i>
			IBD	-0.04	0.91
		M	IBE	0.13	<i>0.00</i>
			IBD	-0.06	0.95
		F	IBE	0.10	<i>0.02</i>
			IBD	0.00	0.47
	Mandibula	Ambos	IBE	0.05	<i>0.04</i>
			IBD	0.01	0.40
		M	IBE	0.06	0.08
			IBD	0.01	0.39
		F	IBE	0.05	0.13
			IBD	-0.01	0.60
	Ventral	Ambos	IBE	0.06	<i>0.04</i>
			IBD	0.03	0.19
		M	IBE	0.02	0.34
			IBD	0.06	0.09
		F	IBE	0.13	<i>0.01</i>
			IBD	-0.01	0.57

Preditores da Variação Morfológica: Seleção de Modelos

Para ambas as espécies, a análise de seleção de modelos indicou que modelos contendo preditores ambientais (eixos de PCA de temperatura, precipitação e vegetação) apresentaram

maior suporte para explicar a variação no tamanho e na forma craniana do que modelos contendo exclusivamente variáveis espaciais (eixos de PCNM) ou o modelo nulo. De modo geral, os melhores modelos incluíram combinações de preditores ambientais e espaciais, com variação na importância relativa desses fatores entre espécies, estruturas anatômicas e entre forma e tamanho.

C. langguthi

Para *Cerradomys langguthi*, a análise de importância relativa das variáveis (Figura 13) revelou que a variação morfológica é explicada por uma combinação complexa de preditores espaciais e ambientais, com destaque para a estrutura da vegetação e componentes espaciais de fina escala.

No que concerne ao crânio superior (vistas dorsais lateral e ventral), observaram-se hierarquias distintas para tamanho e forma. Para o tamanho, o componente espacial PCNM3 apresentou a maior importância relativa, seguido pela variável de vegetação VegPC2 e, em menor grau, pela precipitação (PresPC1). Já para a forma craniana, a vegetação VegPC2 assumiu a posição de preditor preponderante, seguido pela variável climática de temperatura TempPC1.

Para a mandíbula, a hierarquia de importância manteve-se consistente quanto ao tamanho, mas divergiu quanto à forma. O tamanho mandibular foi explicado primariamente pelo componente espacial PCNM3 e pela vegetação (VegPC2), replicando o padrão observado no CARcomponente espacial de larga escala (PCNM1), seguido pela vegetação (VegPC2) e pela temperatura (TempPC2).

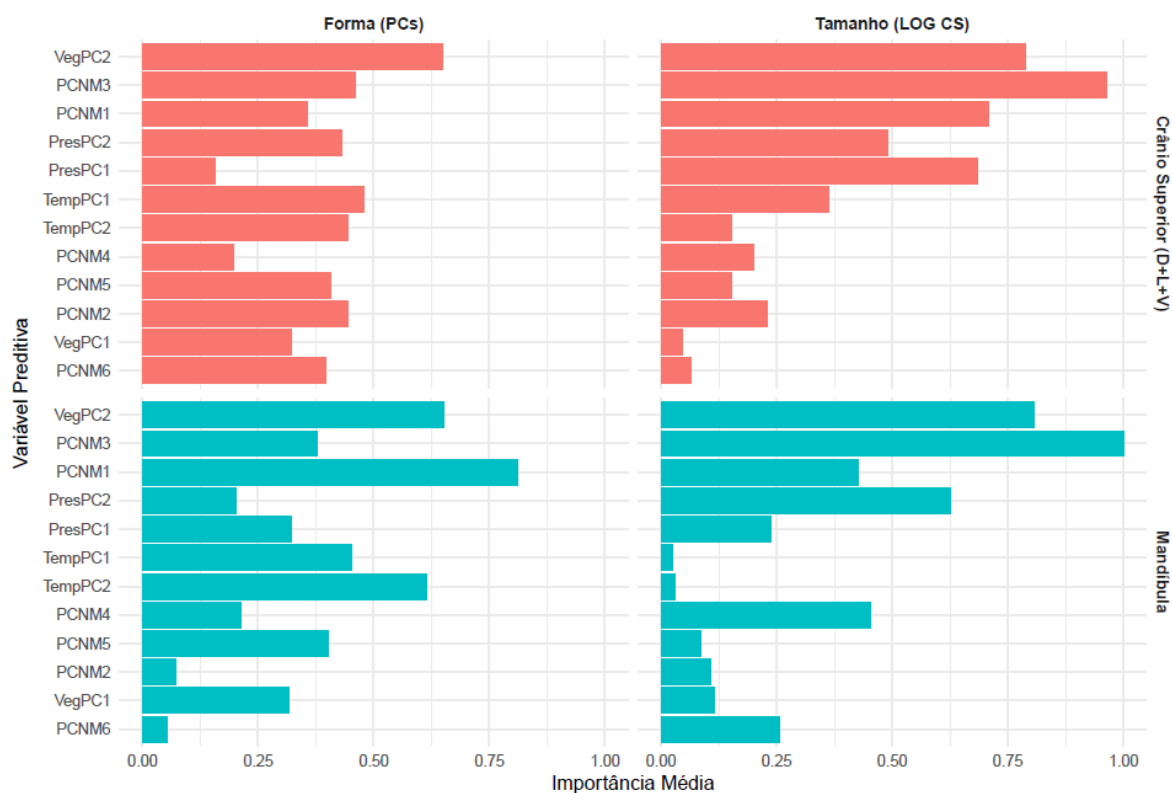


Figura 13: Importância relativa média das variáveis predictoras na explicação da variação morfológica de crânio e mandíbula em *C. langguthi*. Os valores representam a importância relativa de cada preditor, obtida a partir da soma dos pesos de Akaike dos modelos plausíveis ($\Delta AIC_c < 2$), considerando a forma (escores dos três primeiros componentes principais) e o tamanho (LogCS), bem como as diferentes estruturas anatômicas analisadas (crânio superior – vistas dorsal, lateral e ventral – e mandíbula).

Necomys lasiurus

Para *Necomys lasiurus*, a análise de importância relativa (Figura 14) indicou que tanto a estrutura espacial quanto as variáveis ambientais desempenham papéis decisivos na variação morfológica.

Em relação ao crânio superior, a forma respondeu a uma interação equilibrada entre fatores ambientais e espaciais, tendo o eixo de vegetação VegPC2 e o componente espacial PCNM1 como os preditores de maior influência, seguidos pela temperatura (TempPC2). Por outro lado, as variáveis mais importantes explicando o tamanho do crânio foram as espaciais PCNM2 e PCNM5. Contudo, nota-se também uma contribuição relevante da precipitação (PresPC2) na determinação do tamanho, superando a influência de outros filtros espaciais de menor escala.

A mandíbula revelou diferentes padrões. Para a forma, observou-se uma forte associação com a temperatura (TempPC2) e com o componente espacial PCNM2, que se destacaram como os preditores preponderantes. Já o tamanho da mandíbula apresentou um resultado notável de equiparação na importância dos preditores: o componente espacial PCNM5 e o eixo de temperatura TempPC2 atingiram valores máximos de importância (1.00).

Os detalhes completos da seleção de modelos, incluindo os valores de AICc, $\Delta AICc$ e os pesos de Akaike para cada modelo testado, são apresentados no Anexo 4.

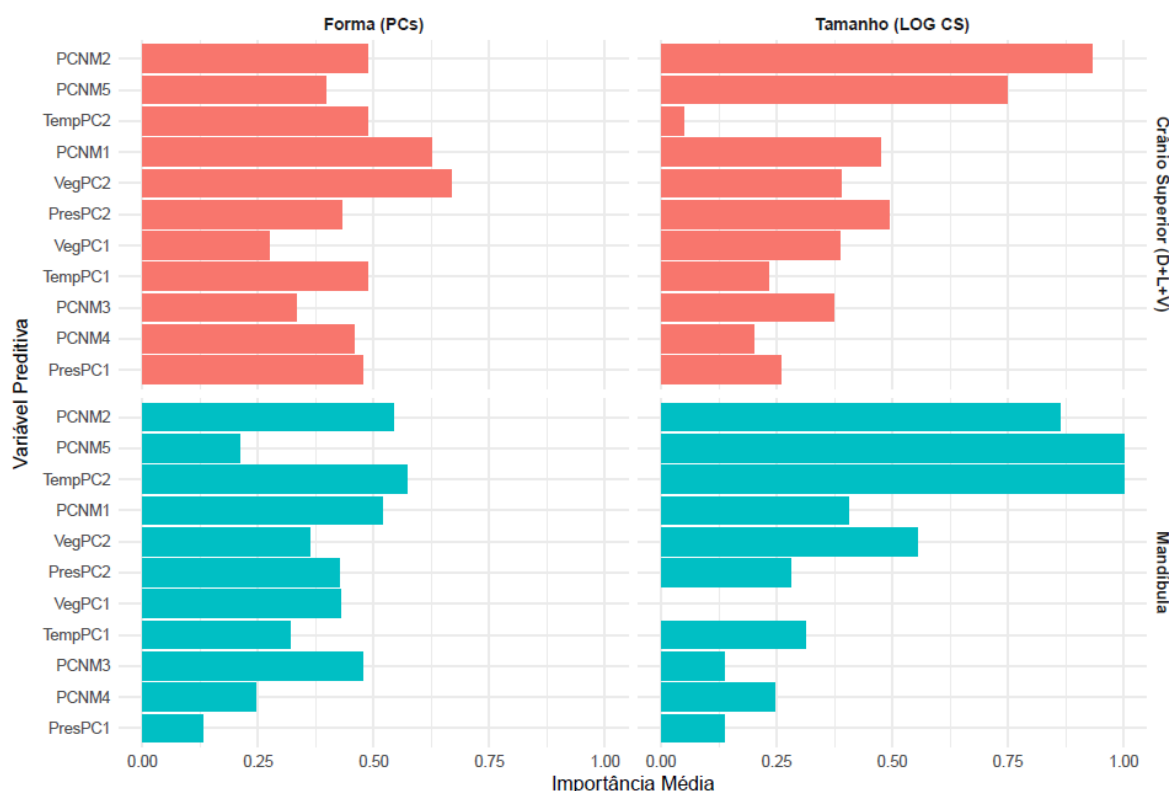


Figura 14: Importância relativa média das variáveis preditoras na explicação da variação morfológica de crânio e mandíbula em *N. lasiurus*. Os valores representam a importância relativa de cada preditor, calculada como a soma dos pesos de Akaike dos modelos plausíveis ($\Delta AICc < 2$), considerando separadamente a forma (escores dos três primeiros componentes principais) e o tamanho (LogCS), bem como as diferentes estruturas anatômicas (crânio superior – vistas dorsal, lateral e ventral – e mandíbula).

3.7 Discussão

Os resultados deste estudo demonstram que a variação intraespecífica no tamanho e na forma craniana de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* no Nordeste brasileiro está estruturada principalmente por gradientes ambientais, com um papel secundário, porém consistente, da estrutura espacial. A diferenciação morfológica ocorre em múltiplas escalas geográficas, desde contrastes amplos entre mesorregiões até variações mais finas entre

municípios, refletindo a heterogeneidade climática e de vegetação característica da região. Embora ambas as espécies respondam a esse mosaico ambiental, elas diferem marcadamente na forma como combinam os efeitos de clima, vegetação e espaço, evidenciando trajetórias ecomorfológicas contrastantes em um mesmo cenário biogeográfico.

A hipótese de que o tamanho craniano, por ser um traço mais lábil, seria explicado principalmente por variáveis ambientais, enquanto a forma, mais integrada, refletiria sobretudo a história geográfica e demográfica, confirmou-se apenas parcialmente. Em *N. lasiurus*, o tamanho do crânio mostrou forte associação com variáveis de estruturação espacial PCNM2 e PCNM5 com importância >0.7 , enquanto a mandíbula equilibrou espaço e temperatura (Figura 14). Em *C. langguthi*, o tamanho do crânio foi dominado por PCNM3 (0.95), seguido por VegPC2 (0.75), enquanto a forma craniana revelou-se altamente sensível à vegetação (Figura 13). Esses padrões indicam que a distinção conceitual entre tamanho como atributo "mais flexível" e forma "mais conservada", proposta em trabalhos clássicos de morfologia evolutiva (Maher et al., 2022; Marroig; Cheverud, 2010), permanece útil como referência geral, porém não captura integralmente a diversidade de respostas morfológicas que emergem quando populações de roedores são confrontadas com um mosaico ambiental tão heterogêneo quanto o do semiárido nordestino.

Em *N. lasiurus*, o tamanho do crânio apresenta uma combinação clara de efeitos espaciais e ambientais. A forte estruturação geográfica observada sugere que o tamanho craniano retém uma assinatura espacial consistente, compatível com a história de dispersão e conectividade populacional ao longo da diagonal seca sul-americana, onde a espécie ocupa ambientes abertos desde o Cerrado central até a Caatinga nordestina (Fornel; Cordeiro-Estrela; De Freitas, 2010; Sobral; De Oliveira, 2023). Em contraste, a variação no tamanho da mandíbula mostra maior sensibilidade a gradientes ambientais, com PCNM5 e TempPC2 atingindo importância máxima (1.0), indicando que estruturas diretamente associadas à alimentação podem responder de forma mais fina às condições ecológicas locais (Figura 14). Essa diferença entre crânio e mandíbula é consistente com a hipótese de modularidade funcional proposta por Monteiro; Duarte; Reis, (2003) e Renaud; Michaux, (2007), segundo a qual a mandíbula, por estar mais diretamente envolvida na captura e processamento do alimento, tende a exibir maior plasticidade em resposta a variações na dureza, no tamanho e na

composição dos itens alimentares disponíveis localmente. Na Caatinga, a dieta de *N. lasiurus* inclui frutos, sementes, folhas e invertebrados, com variações sazonais marcadas pela disponibilidade hídrica (Da Rosa et al., 2021; Magnusson et al., 2021), o que pode impor demandas mastigatórias distintas em municípios com regimes de precipitação contrastantes como Crato e Triunfo, no Sertão, versus Limoeiro da Anadia e Viçosa, na transição para a Zona da Mata.

O dimorfismo sexual detectado em *N. lasiurus*, com machos maiores que fêmeas em todas as vistas cranianas, corrobora achados anteriores de morfometria linear para a espécie (Libardi, 2013; Sobral; De Oliveira, 2023), e está alinhado com o padrão geral de dimorfismo observado em sigmodontíneos de hábitos terrestres e ciclos reprodutivos sazonais (Maestri et al., 2016b). A interação significativa entre sexo e mesorregião nas vistas dorsal e ventral, com inversão do dimorfismo no Sertão (onde as fêmeas foram maiores do que os machos), sugere que as pressões seletivas locais podem modular a magnitude e a direção das diferenças entre os sexos, possivelmente em função de variações no regime de competição intraespecífica, na disponibilidade de recursos ou na estrutura social das populações ao longo do gradiente ambiental (Isaac, 2005; Schulte-Hostedde; Wolff; Sherman, 2007).

Para *C. langguthi*, o padrão foi marcadamente distinto. O tamanho do crânio não apresentou dimorfismo sexual detectável, mas variou de forma expressiva entre mesorregiões e municípios, com os modelos de seleção apontando PCNM3 como dominante, seguido por VegPC2 e PresPC1, enquanto os componentes espaciais exerceram influência discreta na forma (Figura 13). Esse resultado indica que, em *C. langguthi*, o tamanho craniano acompanha de perto os gradientes de estrutura de habitat e de regime hídrico, desde as áreas de Caatinga hiperxerófila mais secas até enclaves úmidos e formações florestais na Zona da Mata. Esse padrão está alinhado com estudos que relacionam tamanho corporal e craniano de roedores à produtividade primária e à disponibilidade de recursos em ambientes sazonalmente secos (Polly et al., 2011; Quiroga-Carmona; Teta; D'Elia, 2023).

A variação da forma para o crânio de *N. lasiurus*, é explicada por uma combinação equilibrada de PCNM1, VegPC2 e TempPC2, enquanto na mandíbula PCNM2 domina sobre TempPC2 (Figura 14). Em *C. langguthi*, VegPC2 atinge o maior valor de importância relativa na forma do crânio, com PCNMs <0.5. Já na mandíbula, PCNM1 foi a variável mais

importante seguida da VegPC2 e TempPC2 (Figura 13). A presença da vegetação como variável importante na forma do crânio e mandíbula de *C. langguthi* indica que as demandas energéticas e de recursos impostas pelo ambiente são os principais motores da variação nesta espécie (McNab, 2010; Yom-Tov; Geffen, 2006), enquanto *N. lasiurus* equilibra espaço e ambiente, de modo similar ao observado em *Abrothrix olivacea* (Quiroga-Carmona; Teta; D'Elia, 2023).

Um dos resultados mais robustos deste trabalho é o padrão de isolamento pelo ambiente (IBE) predominando sobre isolamento pela distância (IBD), tanto em *N. lasiurus* quanto em *C. langguthi*. Em quase todos os conjuntos analisados, os testes de Mantel mostram correlações positivas e significativas entre a dissimilaridade morfológica e a dissimilaridade ambiental, enquanto as correlações com distância geográfica simples foram fracas, ausentes ou mesmo negativas, com uma exceção na mandíbula de fêmeas de *N. lasiurus* ($r=0.1$, $p=0.03$). Esses resultados são compatíveis com a definição de isolamento pelo ambiente proposta por Wang e Bradburd, (2014), em que diferenças ecológicas geram divergência entre populações independentemente da distância geográfica.

No contexto do Nordeste brasileiro, a combinação de continentalidade, gradientes altitudinais e mosaicos de Caatinga hiperxerófila, formações de transição e remanescentes úmidos cria um cenário em que localidades relativamente próximas podem diferir fortemente em clima e vegetação. Por isso, é plausível que dois municípios separados por poucos quilômetros, mas com regimes de chuva e estrutura de vegetação diferentes, como Pesqueira (Agreste baixo e seco) e Garanhuns (Agreste com brejos de altitude), produzam populações com crânios e mandíbulas diferentes, enquanto pares de localidades mais distantes, porém ambientalmente semelhantes, mantenham morfologias mais próximas. O fato de a seleção de modelos apontar variáveis ambientais como preditores dominantes ou co-dominantes, mesmo após a inclusão de componentes espaciais, reforça a conclusão de que, para as duas espécies estudadas, a adaptação a condições locais é um motor principal da diferenciação craniana, superando aos efeitos neutros de deriva e limitação de dispersão associados à distância geográfica (Wang; Bradburd, 2014).

Os resultados também têm implicações ecológicas e evolutivas relevantes. Populações de *N. lasiurus* e *C. langguthi* que ocupam extremos climáticos e fitofisionômicos, como as do

Sertão versus as da Zona da Mata, podem representar unidades morfo-ecológicas particularmente distintas, com combinações próprias de traços adaptativos que merecem atenção em estudos de conservação e manejo. Em termos de mudanças climáticas, o fato de a morfologia craniana estar tão ligada ao clima e à vegetação sugere que essas espécies podem responder de forma relativamente rápida a alterações no regime térmico e hídrico e na estrutura da paisagem, seja por plasticidade fenotípica ou por seleção natural. Como o material analisado foi coletado na década de 1950, este estudo fornece uma linha de base histórica valiosa que poderá ser comparada com amostras recentes para avaliar se, e em que direção, o tamanho e a forma craniana dessas espécies estão mudando em resposta ao aquecimento e à intensificação de secas e eventos extremos na Caatinga, contribuindo para o entendimento das respostas adaptativas de pequenos mamíferos neotropicais às transformações ambientais em curso no semiárido brasileiro.

Em conclusão os resultados apresentados neste capítulo revelam que, no semiárido nordestino, o ambiente atua como um escultor da forma craniana, moldando fenótipos convergentes em resposta às restrições hídricas e à estrutura da vegetação da Caatinga. Por outro lado, a resposta do tamanho corporal mostrou-se mais complexa, dependendo da interação entre as demandas ecológicas imediatas e a herança biogeográfica de cada linhagem. Enquanto *N. lasiurus* conservou no tamanho uma forte assinatura espacial de sua expansão pela diagonal seca, *C. langguthi* ajustou suas dimensões diretamente à produtividade primária local. Essa dicotomia entre uma forma moldada pelo nicho ecológico e um tamanho que pode reter memórias evolutivas distintas destaca a importância de integrar múltiplas escalas espaciais e biológicas para compreender a evolução morfológica em paisagens heterogêneas, especialmente em um cenário de rápidas transformações climáticas.

3.8 Bibliografia

ABREU, Edson F. et al. Lista de Mamíferos do Brasil. Zenodo, 20 dez. 2024. Disponível em: <<https://zenodo.org/doi/10.5281/zenodo.14536925>>. Acesso em: 27 jul. 2025

ALEXANDER, Nathan; COSENTINO, Bradley J.; SCHOOLEY, Robert L. Partitioning genetic structure of a subterranean rodent at multiple spatial scales: accounting for isolation by barriers, distance, and environment. *Landscape Ecology*, v. 39, n. 5, p. 92, 18 abr. 2024.

ALMEIDA-ROCHA, Juliana M. et al. The impact of anthropogenic disturbances on the genetic diversity of terrestrial species: A global meta-analysis. *Molecular Ecology*, v. 29, n. 24, p. 4812–4822, 2020.

ANDRADE-LIMA, D. *Vegetação: Atlas Nacional do Brasil*. IBGE, Cons. Nac. Geogr. Rio de Janeiro, 1966.

ARBOUR, J. H.; CURTIS, A. A.; SANTANA, S. E. Sensory adaptations reshaped intrinsic factors underlying morphological diversification in bats. *BMC Biology*, v. 19, n. 1, p. 88, dez. 2021.

BADER, H. Alhajer. Cranial variation in allactagine jerboas (Allactaginae, Dipodidae, Rodentia): a geometric morphometric study. *Zoological Research*, v. 42, n. 2, p. 182–194, 2021.

BALKENHOL, Niko et al. Landscape-level comparison of genetic diversity and differentiation in a small mammal inhabiting different fragmented landscapes of the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Genetics*, v. 14, n. 2, p. 355–367, 2013.

BRAGA, Caryne Aparecida de Carvalho; OLIVEIRA, João Alves de; CERQUEIRA, Rui. *Estrutura de Metacomunidades de Rodentia das regiões serranas do Nordeste do Brasil: uma análise ecológica e biogeográfica*: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2016.

BRUNT, David. Climatic Continentality and Oceanity. *The Geographical Journal*, v. 64, n. 1, p. 43, jul. 1924.

BURGIN, Connor J. et al. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, v. 99, n. 1, p. 1–14, 2018.

CACCAVO, Aldo; OLIVEIRA, João Alves. Detecting morphological limits between parapatric species: Cranial variation in *Cerradomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, v. 97, n. 6, p. 1602–1616, 2016.

CANCELLARE, Imogene A. et al. Multiscale patterns of isolation by ecology and fine-scale population structure in Texas bobcats. *PeerJ*, v. 9, p. e11498, 3 jun. 2021.

Cenários para o Bioma Caatinga: síntese do diagnóstico e zoneamento ecológico-econômico. Brasília: Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2004.

CLEMENTE, Christofer J.; DICK, Taylor J. M. How scaling approaches can reveal fundamental principles in physiology and biomechanics. *Journal of Experimental Biology*, v. 226, n. 7, p. jeb245310, 1 abr. 2023.

COSTA, Bárbara. Evolução e integração morfológica do crânio dos roedores da subfamília Sigmodontinae Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae). Universidade de São Paulo.

CURRAN, Sabrina C. Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. *Journal of Archaeological Science*, v. 39, n. 4, p. 1172–1182, abr. 2012.

DA ROSA, Clarissa Alves et al. *Necomys lasiurus*: Lessons From a 38-Year Study in an Amazonian Savanna. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 9, p. 716384, 17 set. 2021.

DE GÓES MACIEL, Fernanda et al. Loss of genetic diversity and isolation by distance and by environment in populations of a keystone ungulate species. *Conservation Genetics*, v. 25, n. 4, p. 939–953, ago. 2024.

D'ELÍA, Guillermo et al. Systematics of *Necomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy*, v. 89, n. 3, p. 778–790, jun. 2008.

DEWITT, Thomas J.; SIH, Andrew; WILSON, David Sloan. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 13, n. 2, p. 77–81, fev. 1998.

DI-NIZO, Camilla B. et al. Species limits in *Wiedomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) reinforce the South American São Francisco River as a biogeographic barrier. *Journal of Mammalogy*, v. 106, n. 1, p. 2–29, 29 jan. 2025.

DRAGHI, Jeremy A.; WHITLOCK, Michael C. Phenotypic plasticity facilitates mutational variance, genetic variance, and evolvability along the major axis of environmental variation. *Evolution*, v. 66, n. 9, p. 2891–2902, set. 2012.

DUNN, Jason; CARDINI, Andrea; ELTON, Sarah. Biogeographic variation in the baboon: dissecting the cline. *Journal of Anatomy*, v. 223, n. 4, p. 337–352, out. 2013.

FARKOVÁ, Lucie et al. Geographical patterns in mandible variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 142, n. 1, p. 113–120, 2 maio 2024.

FEIJÓ, Anderson et al. Divergent selection along elevational gradients promotes genetic and phenotypic disparities among small mammal populations. *Ecology and Evolution*, v. 9, n. 12, p. 7080–7095, jun. 2019.

FORNEL, Rodrigo; CORDEIRO-ESTRELA, Pedro; DE FREITAS, Thales Renato O. Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental contexts: SKULL SHAPE VARIATION IN *C. MINUTUS*. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 101, n. 3, p. 705–720, nov. 2010.

GASTON, Kevin J. et al. Macrophysiology: A Conceptual Reunification. *The American Naturalist*, v. 174, n. 5, p. 595–612, nov. 2009.

GOHLI, Jostein; VOJE, Kjetil L. An interspecific assessment of Bergmann's rule in 22 mammalian families. *BMC Evolutionary Biology*, v. 16, n. 1, p. 222, dez. 2016.

GUTIÉRREZ, Eliécer E.; MARINHO-FILHO, Jader. The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, v. 644, p. 105–157, 10 jan. 2017.

IAEGER, Chaiane Teila; MAESTRI, Renan; FORNEL, Rodrigo. Diversification of the cranium and mandible of spiny rats of the genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) in an environmental and phylogenetic context. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 2, p. 603–614, 1 abr. 2021.

IBGE. Divisão Regional do Brasil em Mesorregiões e Microrregiões Geográficas. v. 1. Rio de Janeiro: IBGE, 1990.

ISAAC, Joanne L. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, v. 35, n. 1, p. 101–115, jan. 2005.

KANG, Yukun et al. Geometric morphometric analysis of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) revealed significant effects of environmental factors on skull variations. *Zoology*, v. 140, n. February, p. 125779, 2020.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ. Molecular Ecology Resources, , 2011. Disponível em: <https://morphoj.eu/morphoj_freeware>

LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo; SILVA, J. M. C. da. Ecologia e conservação da caatinga: uma introdução ao desafio. Ecologia e conservação da Caatinga. Pernambuco: Editora Universitária da UFPE, 2003.

LEISLER, Bernd; WINKLER, Hans. Ecomorphology. In: JOHNSTON, Richard F. (Org.). Current Ornithology. Boston, MA: Springer US, 1985. p. 155–186.

LEITE, Rafael N. et al. In the Wake of Invasion: Tracing the Historical Biogeography of the South American Cricetid Radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE*, v. 9, n. 6, p. e100687, 25 jun. 2014.

LIBARDI, Gustavo Simões. Variação não-geográfica em *Necromys lasiurus* (Lund, 1840) (Cricetidae: Sigmodontinae) no Brasil. Mestrado em Ecologia Aplicada—Piracicaba: Universidade de São Paulo, 20 mar. 2013.

LINDSTEDT, Stan L.; HOPPELER, Hans. Allometry: revealing evolution's engineering principles. *Journal of Experimental Biology*, v. 226, n. 24, p. jeb245766, 15 dez. 2023.

MAESTRI, Renan et al. Predictors of intraspecific morphological variability in a tropical hotspot: comparing the influence of random and non-random factors. *Journal of Biogeography*, v. 43, n. 11, p. 2160–2172, 2016a.

MAESTRI, Renan et al. Geographical variation of body size in sigmodontine rodents depends on both environment and phylogenetic composition of communities. *Journal of Biogeography*, v. 43, n. 6, p. 1192–1202, jun. 2016b.

MAGNUSSON, William et al. Local effects of global climate on a small rodent *Necromys lasiurus*. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 1, p. 188–194, 17 mar. 2021.

MAHER, Alice E. et al. Body size, shape and ecology in tetrapods. *Nature Communications*, v. 13, n. 1, p. 4340, 27 jul. 2022.

MARROIG, Gabriel; CHEVERUD, James. Size as a line of least resistance II: Direct selection on size or correlated response due to constraints. *Evolution*, v. 64, n. 5, p. 1470–1488, maio 2010.

MAYR, Ernst. Animal species and evolution. In: *Animal species and evolution*: Harvard University Press, 2013.

MCNAB, Brian K. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*, v. 164, n. 1, p. 13–23, set. 2010.

MILLER, Mark P. et al. Isolation by distance versus landscape resistance: Understanding dominant patterns of genetic structure in Northern Spotted Owls (*Strix occidentalis caurina*). *PLOS ONE*, v. 13, n. 8, p. e0201720, 2 ago. 2018.

MIRTH, Christen K.; ANTHONY FRANKINO, W.; SHINGLETON, Alexander W. Allometry and size control: what can studies of body size regulation teach us about the evolution of morphological scaling relationships? *Current Opinion in Insect Science*, v. 13, p. 93–98, fev. 2016.

MISSAGIA, Rafaela Velloso; PERINI, Fernando Araujo. Skull morphology of the Brazilian shrew mouse *Blarinomys breviceps* (Akodontini; Sigmodontinae), with comparative notes on Akodontini rodents. *Zoologischer Anzeiger*, v. 277, p. 148–161, 2018.

MONTEIRO, Leandro R.; DUARTE, Luiza C.; REIS, Sérgio F. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, v. 261, n. 1, p. 47–57, set. 2003.

MONTEVERDE, Martín J.; HODARA, Karina. Movimientos de roedores intra- e inter-ambiente y riesgo de exposición al Hantavirus “Andes” en Patagonia norte, Argentina. *Ecología Austral*, v. 27, n. 2, p. 279–289, ago. 2017.

MUNSHI-SOUTH, Jason. Urban landscape genetics: canopy cover predicts gene flow between white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City. *Molecular Ecology*, v. 21, n. 6, p. 1360–1378, mar. 2012.

MUNSHI-SOUTH, Jason; ZOLNIK, Christine P.; HARRIS, Stephen E. Population genomics of the Anthropocene: urbanization is negatively associated with genome-wide variation in white-footed mouse populations. *Evolutionary Biology*, 20 ago. 2015. Disponível em: <<http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/025007>>. Acesso em: 3 jan. 2026

PERCINO-DANIEL, Ruth et al. Isolation by environment is more important than isolation by distance along a tropical gradient in direct developing frogs. *Evolutionary Biology*, 5 jun. 2023. Disponível em: <<http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2023.06.01.543162>>. Acesso em: 3 jan. 2026

PIRES, Alexandra Dos Santos et al. Use of space by *Necomys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a grassland among Atlantic Forest fragments. *Mammalian Biology*, v. 75, n. 3, p. 270–276, maio 2010.

POLLY, P. David et al. History matters: ecometrics and integrative climate change biology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 278, n. 1709, p. 1131–1140, 22 abr. 2011.

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

PRADO, Joyce Rodrigues Do; PERCEQUILLO, Alexandre Reis. Geographic distribution of the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia*, v. 44, n. 1, p. 1, 2 mar. 2013.

QUIROGA-CARMONA, Marcial; TETA, Pablo; D'ELÍA, Guillermo. The skull variation of the olive field mouse *Abrothrix olivacea* (Cricetidae: Abrotrichini) is localized and correlated to the ecogeographic features of its geographic distribution. *PeerJ*, v. 11, p. e15200, 14 abr. 2023.

RENAUD, Sabrina; BENAMMI, Mouloud; JAEGER, Jean-Jacques. Morphological Evolution of the Murine Rodent *Paraethomys* in Response to Climatic Variations (Mio-Pleistocene of North Africa). *Paleobiology*, v. 25, n. 3, p. 369–382, 1999.

RENAUD, Sabrina; MICHAUX, Johan R. Mandibles and molars of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.): integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution. Journal of Biogeography, v. 34, n. 2, p. 339–355, fev. 2007.

RENAUD, Sabrina; MILLIEN, Virginie. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. Biological Journal of the Linnean Society, v. 74, n. 4, p. 557–569, dez. 2001.

RODAL, MNJ; BARBOSA, MRV; THOMAS, WW. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? Brazilian Journal of Biology, v. 68, n. 3, p. 467–475, 2008.

ROHLF, F. Tpsdig2. , 2010.

SCHIAFFINI, Mauro I.; PREVOSTI, Francisco J. Trophic Segregation of Small Carnivorans (Carnivora: Mustelidae and Mephitidae) from the Southern Cone of South America. Journal of Mammalian Evolution, v. 21, n. 4, p. 407–416, dez. 2014.

SCHULTE-HOSTEDDE, Albrecht I.; WOLFF, J.; SHERMAN, P. Sexual size dimorphism in rodents. Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective, v. 115, n. 128, p. 5, 2007.

SMITH, Felisa A.; LYONS, S. Kathleen. On Being the Right Size: The Importance of Size in Life History, Ecology, and Evolution. In: Animal Body size. University of Chicago Press, 2013.

SOBRAL, Gisela; DE OLIVEIRA, João Alves. Life history variation of the Hairy-tailed Akodont (*Necomys lasiurus*, Rodentia, Sigmodontinae) in the Caatinga biome of northeastern Brazil. Journal of Mammalogy, v. 104, n. 6, p. 1421–1433, 5 dez. 2023.

STATSOFT.COM. Statistica., 2016.

THORPE, Roger S. The use of DNA divergence to help determine the correlates of evolution of morphological characters. Evolution, v. 50, n. 2, p. 524–531, 1996.

VIACAVA, Pietro et al. Skull shape of a widely distributed, endangered marsupial reveals little evidence of local adaptation between fragmented populations. *Ecology and Evolution*, v. 10, n. 18, p. 9707–9720, set. 2020.

VILLARREAL, Ariatna et al. Movement and habitat use of three high Andean rodent species (Cricetidae: Sigmodontinae) in Andean páramos of Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, v. 8, n. 1, p. 343–358, 31 dez. 2022.

WANG, Ian J.; BRADBURY, Gideon S. Isolation by environment. *Molecular Ecology*, v. 23, n. 23, p. 5649–5662, dez. 2014.

WEBER, Jesse N. et al. Partitioning the effects of isolation by distance, environment, and physical barriers on genomic divergence between parapatric threespine stickleback. *Evolution*, v. 71, n. 2, p. 342–356, fev. 2017.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 249–278, 1989.

YOM-TOV, Yoram; GEFFEN, Eli. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, v. 148, n. 2, p. 213–218, jun. 2006.

ZUUR, Alain F.; IENO, Elena N.; ELPHICK, Chris S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 1, n. 1, p. 3–14, 2010.

Anexo 1

Landmarks utilizados no presente trabalho.

Landmarks vista dorsal:

1. Extremo anterior da sutura entre os nasais (NLS) (Costa, 2013)
2. Sutura entre os nasais e os frontais (NA) (Costa, 2013)
3. Sutura sagital entre os frontais e os parietais (BR) (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
4. Ponto medial da sutura entre os ossos parietais e interparietais (LD2) (Costa, 2013)
5. Ponto mais posterior do occipital (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
6. Ponto mais anterior da sutura entre o nasal e o pré-maxilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
7. Ponto mais anterior da região orbital (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
8. Sutura entre o pré-maxilar, maxilar e frontal (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
9. Encontro das suturas dos ossos parietais, frontais e temporais (PT) (Costa, 2013)
10. Ponto mais dorsal da sutura que delimita o processo zigomático entre os ossos maxilar e jugal (ZS) Costa, 2013
11. Ponto mais Posterior da região orbital (Presente Trabalho)
12. Sutura latero-caudal entre o parietal e supraoccipital (AS) (Costa, 2013)

Landmarks vista lateral:

1. Extremo anterior da sutura entre os nasais (NSL) (Costa, 2013)
13. Ponto mais anterior da sutura entre o nasal e o pré-maxilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
14. Ponto de interseção entre o pré-maxilar e a extremidade anterior do incisivo (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
15. Ponto de interseção entre o pré-maxilar e a extremidade posterior do incisivo (Iaeguer)
16. Sutura entre o nasal e o frontal (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
17. Pré-maxila com reentrancia zigomática (PMZ) (Costa, 2013)
18. Extremidade da placa zigomática (EZ) (Costa, 2013)

19. Porcao mais ventral do foramen infraorbital (FIV) (Costa, 2013)
20. Ponto superior da sutura entre o frontal e o parietal. (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
9. Encontro das suturas dos ossos parietais, frontais e temporais (PT) (Costa, 2013)
5. Ponto mais posterior do occipital (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
21. Meato auditivo anterior externo (EAM) (Costa, 2013)
22. Meato auditivo posterior externo (PEAM) (Costa, 2013)
12. Sutura latero-caudal entre o parietal e supraoccipital (AS) (Costa, 2013)
23. Sutura Zigo-temporal inferior (ZYGO) (Costa, 2013)
10. Ponto mais dorsal da sutura que delimita o processo zigomático entre os ossos maxilar e jugal (ZS) (Costa, 2013)
24. Zigomaxilar inferior (ZI) (Costa, 2013)
25. Sutura inferior entre o escamosal e o occipital (Presente Trabalho).

Landmarks vista ventral:

1. Extremo anterior da sutura entre os nasais (NSL) (Costa, 2013)
26. Ponto mais posterior entre os alvéolos dos incisivos (Iaeger)
27. Extremidade anterior do Foramen incisivo (FIA) (Costa, 2013)
28. Extremidade posterior do Foramen incisivo (FIP) (Costa, 2013)
29. Extremo posterior da sutura entre os palatinos (PNS) (Costa, 2013)
30. Extremidade lateral da sutura entre o basiesfenóide e basioccipital (APET) (Costa, 2013)
31. Ponto mais anterior do forame magno (BA) (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
32. Ponto sagital dorsal da margem do foramen magno (OPI) (Costa, 2013)
33. Sutura entre o nasal e o pré-maxilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
34. Extremo ântero-lateral entre o pré-maxilar e o maxilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
35. Margem anterior do alvéolo do primeiro molar (M1) (Costa, 2013)
36. Extremo posterior do alvéolo do terceiro molar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
18. Ponto mais anterior da órbita na raiz zigomática inferior (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
24. Zigomaxilar inferior (ZI) Costa, 2013
23. Sutura Zigo-temporal inferior (ZYGO) (Costa, 2013)

- 21. Meato auditivo anterior externo (EAM) (Costa, 2013)
- 37. forame jugular (Presente Trabalho)
- 38. Extremo lateral da crista occipital (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021).

Landmarks Mandibula:

- 39. Borda ântero-dorsal do alvéolo incisivo (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 40. Borda ântero-ventral do alvéolo incisivo (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 41. Extremidade inferior do diastema (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 42. Borda anterior da fileira de dentes molares (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 43. Interseção posterior da fileira de molares com a superfície coronoide (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 44. Ponta do processo coronoide (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 45. Máximo de curvatura entre os processos coronoide e condilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 46. Borda anterior da superfície articular do côndilo (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 47. Ponta do processo condilar (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 48. Borda mais posterior da superfície articular do côndilo (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 49. Máximo de curvatura na curva entre os processos condilar e angular (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 50. Ponta do processo angular (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)
- 51. Ponto mais dorsal na borda ventral do ramo horizontal com o corpo mandibular (Iaeger; Maestri; Fornel, 2021)

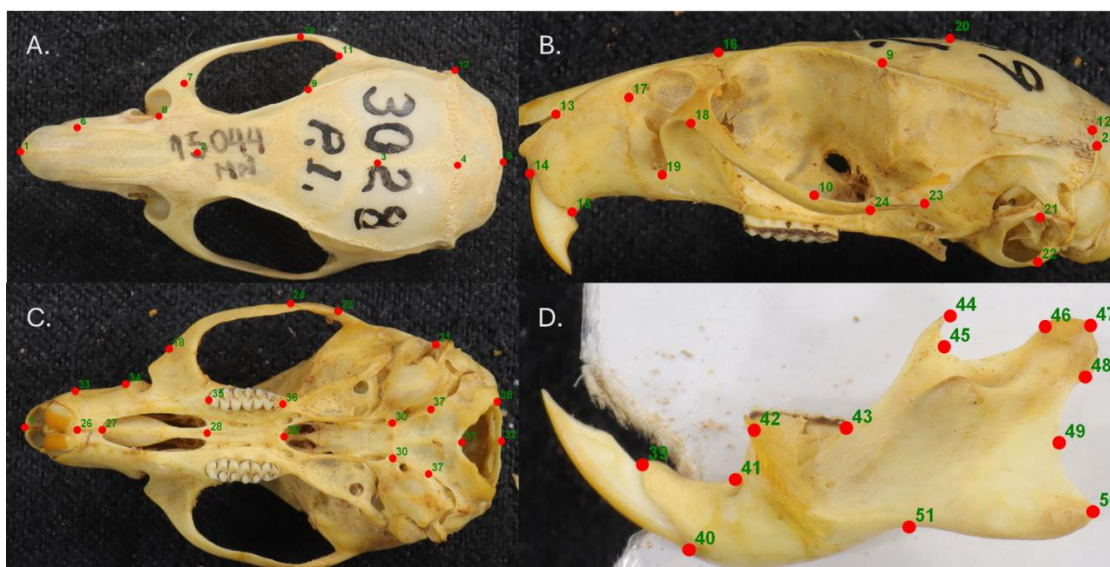


Figura 1: Posições de pontos de referência (landmarks) no crânio. (A) vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral do crânio (D) vista lateral da mandíbula.

Bibliografia:

COSTA, Bárbara. Evolução e integração morfológica do crânio dos roedores da subfamília Sigmodontinae Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae) Morphological integration and evolution on Sigmodontinae rodent skulls Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae). Universidade de São Paulo.

IAEGER, Chaiane Teila; MAESTRI, Renan; FORNEL, Rodrigo. Diversification of the cranium and mandible of spiny rats of the genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) in an environmental and phylogenetic context. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 2, p. 603–614, 1 abr. 2021.

Anexo 2

Resultados gráficos das Análises de Variância Fatoriais (ANOVA) para os componentes principais secundários da forma craniana na escala categórica.

Este anexo apresenta a variação morfológica representada pelos segundo (PC2) e terceiro (PC3) componentes principais para as espécies *Cerradomys langguthi* e *Necromys lasiurus*. Os gráficos ilustram as médias estimadas e os intervalos de confiança de 95% para as vistas cranianas que apresentaram efeitos significativos ($p < 0,05$) na escala categórica (mesorregiões) ou dimorfismo sexual, conforme detalhado na Tabela 4 do capítulo. As análises comparam as três mesorregiões do Nordeste brasileiro: Agreste (AG), Zona da Mata (ZM) e Sertão (ST), bem como as diferenças entre sexos (F: Fêmeas; M: Machos) quando aplicável.

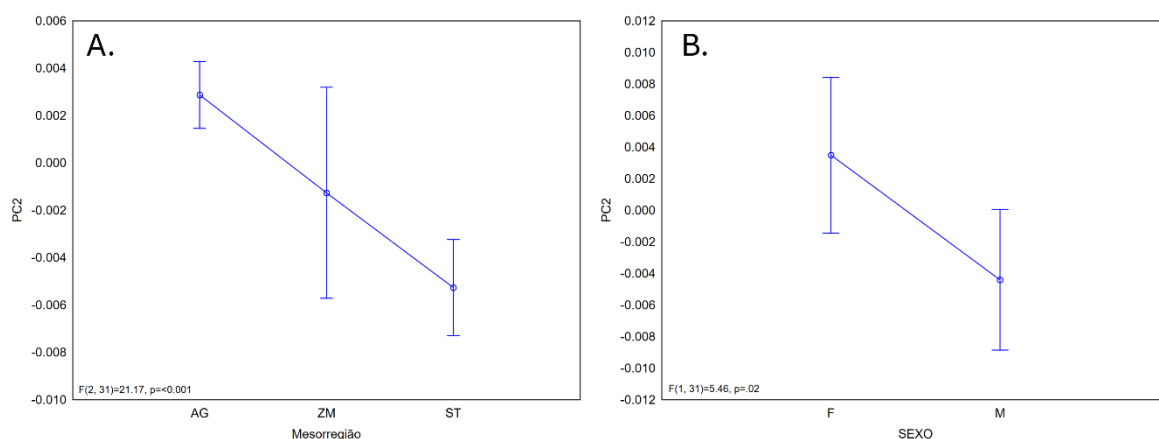


Figura 1. Variação na forma do crânio (PC2) de *Cerradomys langguthi* na escala categórica. Médias e intervalos de confiança de 95% para as vistas que apresentaram variação significativa. (A) Vista Ventral: Variação geográfica significativa entre as mesorregiões (AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão). (B) Mandíbula: Dimorfismo sexual significativo evidenciando a separação entre fêmeas (F) e machos (M).

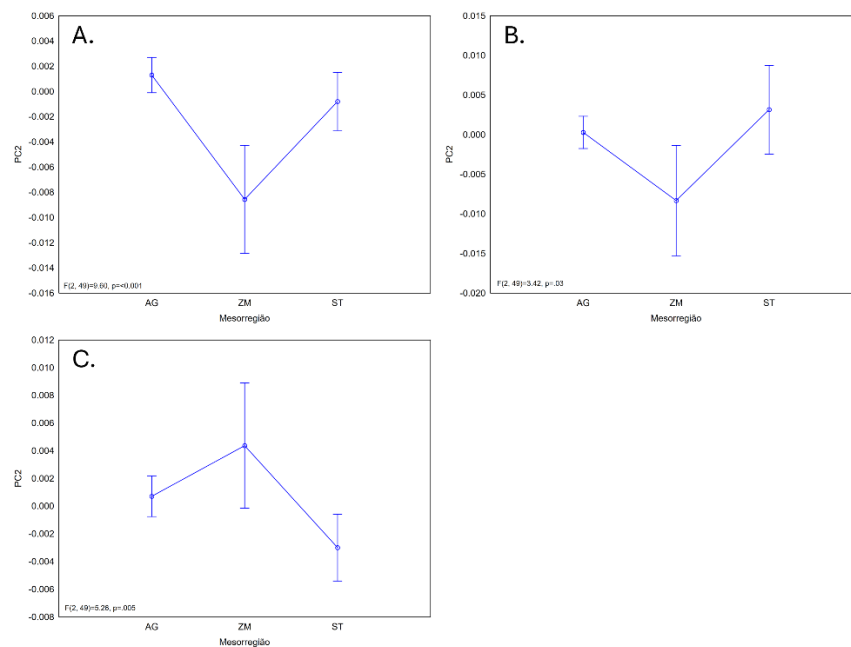


Figura 2. Variação na forma do crânio (PC2) de *Necromys lasiurus* na escala categórica. Variação geográfica significativa entre as mesorregiões (AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão) para as três vistas cranianas analisadas. (A) Vista Dorsal; (B) Vista Lateral; (C) Vista Ventral. Os pontos centrais indicam as médias e as barras verticais representam o Intervalo de Confiança de 95%.

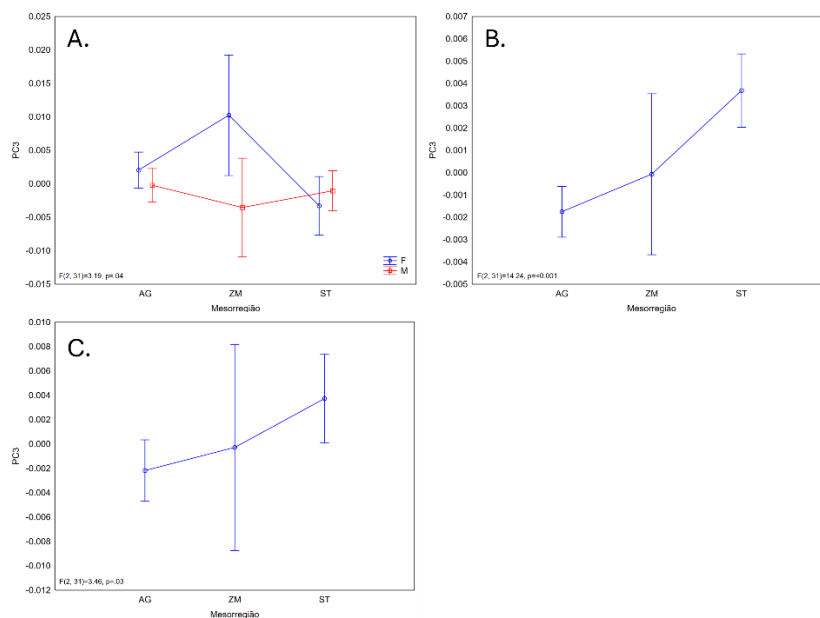


Figura 3. Variação na forma do crânio (PC3) de *Cerradomys langguthi* na escala categórica. (A) Vista Dorsal: Interação significativa entre Sexo e Mesoregião, demonstrando padrões distintos de variação para fêmeas (azul) e machos (vermelho) ao longo do gradiente geográfico. (B) Vista Ventral e (C) Mandíbula: Efeito significativo da mesorregião (AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão). As barras verticais indicam o Intervalo de Confiança de 95%.

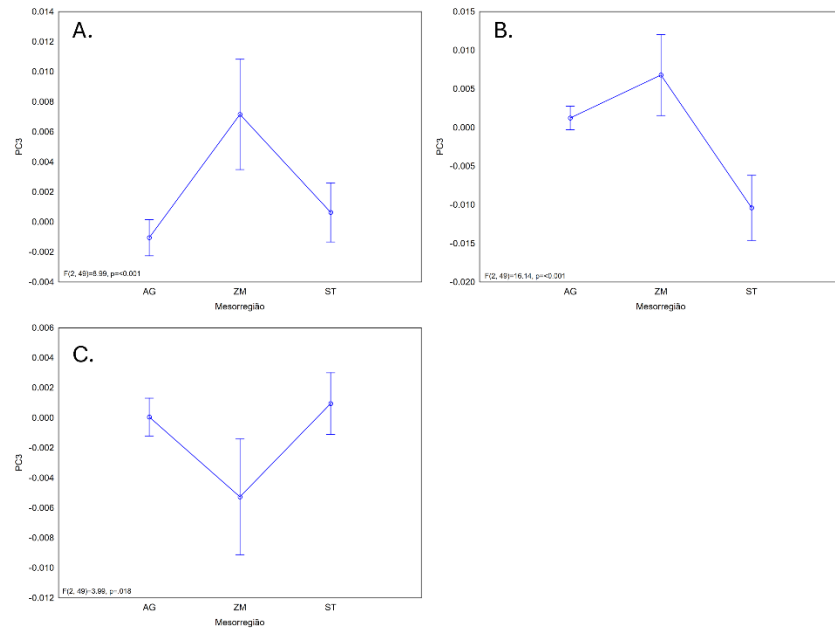


Figura 4. Variação na forma do crânio (PC3) de *Necromys lasiurus* na escala categórica. Padrões de variação geográfica significativa induzida pelas mesorregiões (AG: Agreste; ZM: Zona da Mata; ST: Sertão). (A) Vista Dorsal; (B) Vista Lateral; (C) Vista Ventral. Os gráficos apresentam as médias estimadas (círculos) e o Intervalo de Confiança de 95% (barras).

Anexo 3

Resultados gráficos das Análises de Variância Fatoriais (ANOVA) para a variação na forma do crânio em escala contínua (municípios).

Este anexo apresenta a variação morfológica representada pelos segundo (PC2) e terceiro (PC3) componentes principais para as espécies *Cerradomys langguthi* e *Necomys lasiurus*. Os gráficos ilustram as médias estimadas e os intervalos de confiança de 95% para as vistas cranianas analisadas ao longo do gradiente geográfico composto pelos 10 municípios amostrados.

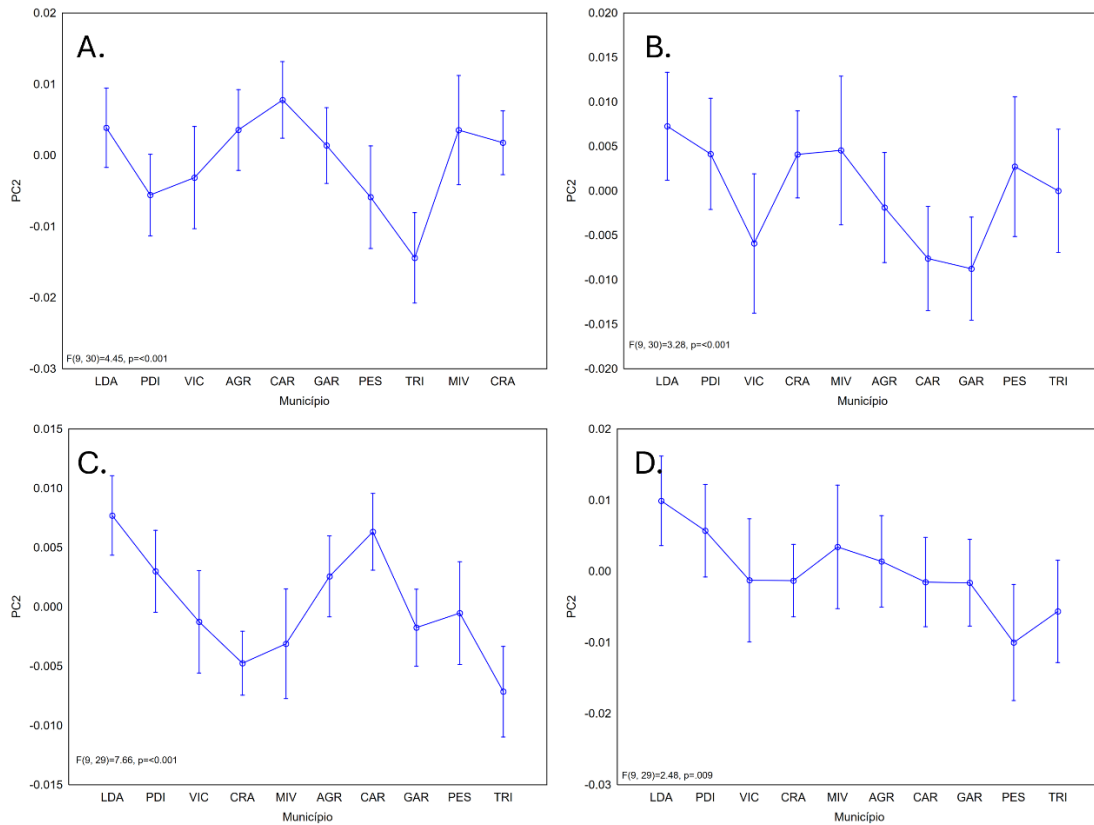


Figura 1. Variação na forma do crânio (PC2) de *Cerradomys langguthi* na escala contínua. Variação geográfica significativa entre os municípios para todas as vistas analisadas. (A) Vista Dorsal; (B) Vista Lateral; (C) Vista Ventral; (D) Mandíbula. Os pontos indicam as médias e as barras verticais o Intervalo de Confiança de 95%. LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CAR: Caruaru; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; MIV: Missão Velha; CRA: Crato.

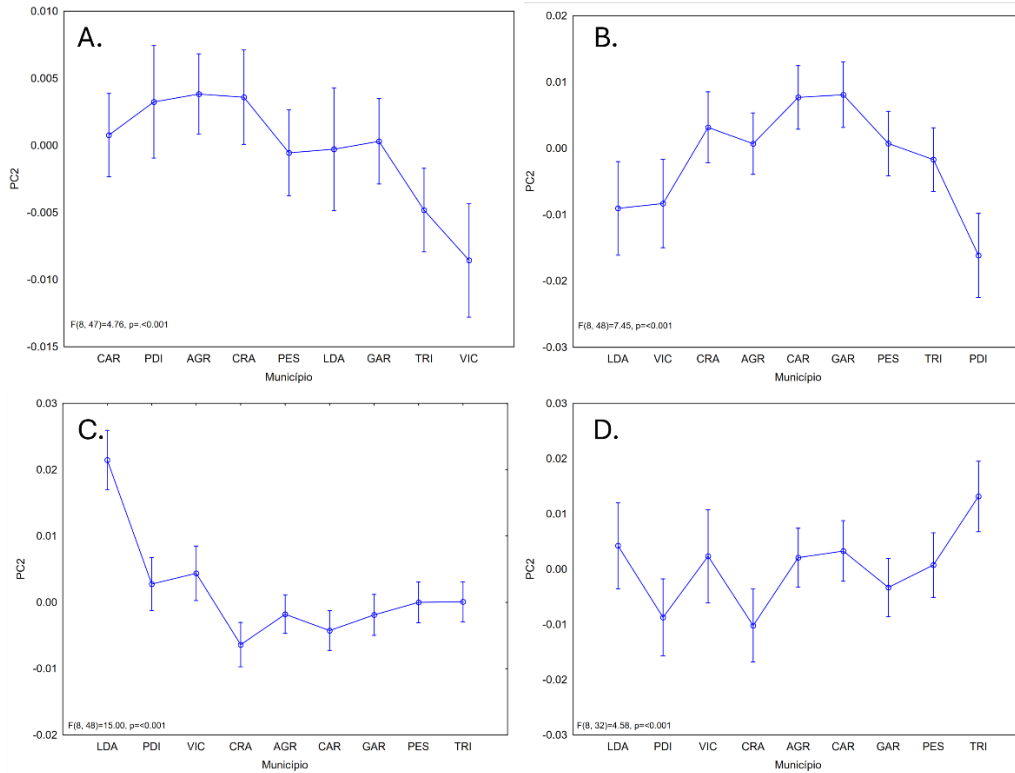


Figura 2. Variação na forma do crânio (PC2) de *Necromys lasiurus* na escala contínua. Padrões de variação geográfica significativa induzida pelos municípios. (A) Vista Dorsal; (B) Vista Lateral; (C) Vista Ventral; (D) Mandíbula. Os gráficos apresentam as médias estimadas (círculos) e o Intervalo de Confiança de 95% (barras), evidenciando a heterogeneidade morfológica fina entre as populações locais. LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CAR: Caruaru; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CRA: Crato.

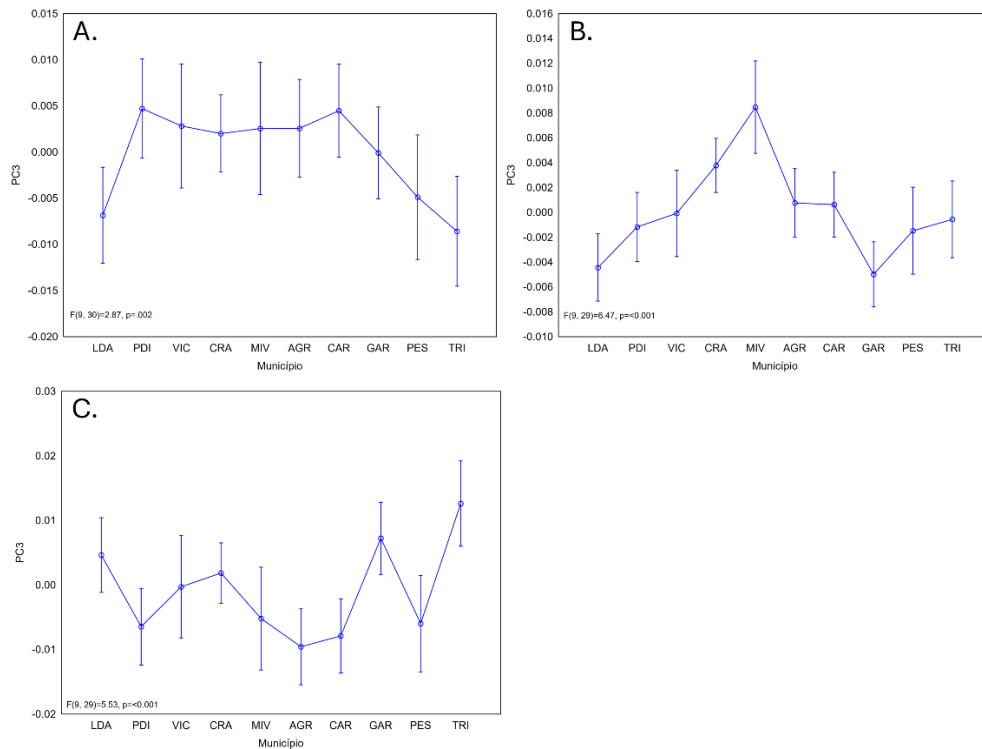


Figura 3. Variação na forma do crânio (PC3) de *Cerradomys langguthi* na escala contínua. Efeito significativo do município sobre a forma em todas as estruturas apresentadas. (A) Vista Lateral; (B) Vista Ventral; (C) Mandíbula. LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CAR: Caruaru; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; MIV: Missão Velha; CRA: Crato.

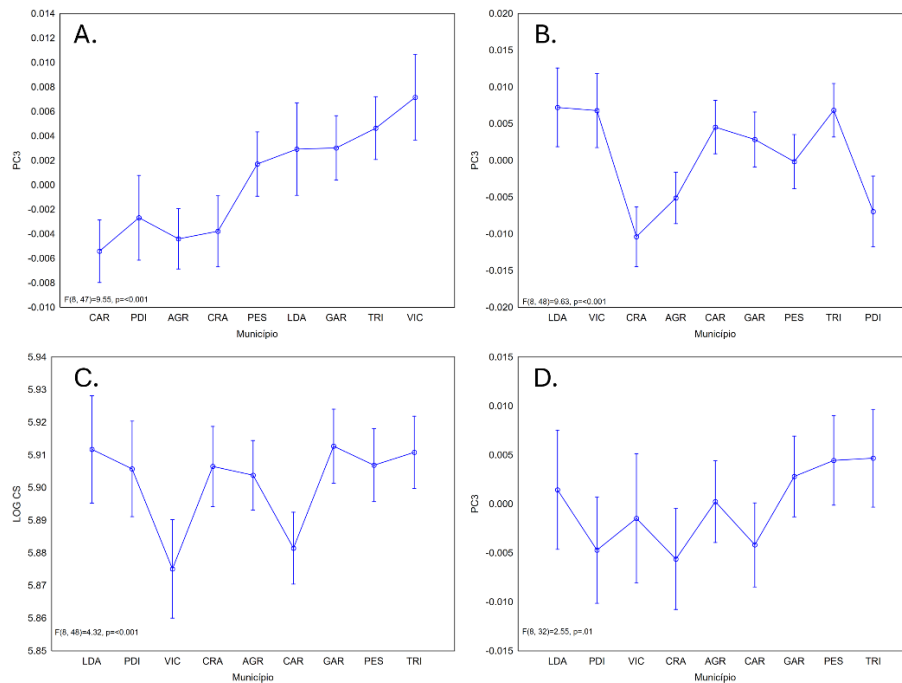


Figura 4. Variação na forma do crânio (PC3) de *Necromys lasiurus* na escala contínua. Variação geográfica significativa entre os municípios para todas as estruturas avaliadas. (A) Vista Dorsal; (B) Vista Lateral; (C) Vista Ventral; (D) Mandíbula. LDA: Limoeiro de Anadia; PDI: Palmeira dos Índios; VIC: Viçosa; AGR: Agrestina; CAR: Caruaru; GAR: Garanhuns; PES: Pesqueira; TRI: Triunfo; CRA: Crato.

Anexo 4

Detalhamento da Seleção de Modelos

Este anexo apresenta os resultados detalhados dos procedimentos de seleção de modelos baseados no Critério de Informação de Akaike. As tabelas a seguir sumarizam os modelos considerados plausíveis ($\Delta AICc \leq 2$) para explicar a variação no tamanho (LogCS) e na forma (PC1, PC2 e PC3) do crânio e da mandíbula de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi*. Para cada modelo listado, são apresentados os preditores incluídos, o número de parâmetros (K), o logaritmo da verossimilhança (LogLik), o valor de AICc, a diferença em relação ao melhor modelo ($\Delta AICc$) e o peso de Akaike (w_i). Os preditores incluem variáveis ambientais de precipitação (PresPC1, PresPC2), temperatura (TempPC1, TempPC2), vegetação (VegPC1, VegPC2) e filtros espaciais (PCNMs).

Tabela 1. Seleção de modelos para *Necromys lasiurus* vista dorsal.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	0.016	-0.006					-0.004				0.001	6	855.1	-1698	0	0.01
	2			0.01	0.004	-0.011		0.002					7	856.04	-1697.8	0.18	0.01
	3	0.018	-0.006					-0.004			0	0.001	7	855.8	-1697.4	0.64	0.01
	4	0.021	-0.006				0.001	-0.005				0.001	7	855.73	-1697.2	0.79	0.01
	5	0.014	-0.006				-0.001	-0.003				0.001	7	855.62	-1697	1.02	0.01
	6		-0.006		-0.002	-0.006					0.001		6	854.35	-1696.5	1.5	0.01
	7	0.016	-0.006		-0.001			-0.004				0.001	7	855.35	-1696.5	1.55	0.01
	8			0.006	0.004	-0.008	0.001	0.001					7	855.34	-1696.4	1.58	0.01
	9	0.017	-0.006	-0.001				-0.004				0.001	7	855.33	-1696.4	1.58	0.01
	10		-0.005			-0.006					0.001		5	853.25	-1696.4	1.63	0.01
	11	0.017	-0.006					-0.004	0			0.001	7	855.29	-1696.4	1.66	0.01
	12		-0.004			-0.009		0.003	-0.002	0.002	0.001		8	856.26	-1696.2	1.79	0.01
	13		-0.004	0.004		-0.012	0.002		0.001	0.002			8	856.26	-1696.2	1.8	0.01
	14	0.007	-0.004			-0.005			-0.001	0.001	0.001		8	856.25	-1696.2	1.83	0.01
	15	0.019	-0.005			-0.001	0	-0.004				0.001	8	856.18	-1696.1	1.96	0.01
PC1	1	0.02						-0.005		0.004			5	1346	-2681.8	0	0.01
	2						-0.002		-0.001	0.004		-0.001	6	1346.7	-2681.3	0.54	0.01
	3						-0.002	-0.001		0.004		-0.002	6	1346.7	-2681.2	0.6	0.01
	4	0.017					-0.001	-0.005		0.004			6	1346.5	-2680.9	0.98	0.01
	5	0.022						-0.007	0.001	0.004			6	1346.5	-2680.9	0.99	0.01
	6	0.022	0.003					-0.006		0.004			6	1346.4	-2680.7	1.18	0.01
	7				-0.003		-0.002	-0.001		0.003		-0.002	7	1347.4	-2680.5	1.35	0.01
	8	-0.005					-0.002			0.003		-0.002	6	1346.3	-2680.5	1.37	0.01
	9	0.006					-0.002		-0.002	0.004			6	1346.2	-2680.2	1.63	0.01
	10				-0.002		-0.002		-0.001	0.003		-0.001	7	1347.2	-2680.2	1.67	0.01
	11	-0.006			-0.003		-0.002			0.003		-0.002	7	1347.2	-2680.1	1.72	0.01

	12	0.023		-0.001				-0.006		0.004			6	1346.1	-2680	1.85	0.01
	13						-0.003		-0.001	0.003	-0.001	-0.001	7	1347.1	-2679.9	1.9	0.01
	14	0.02			-0.001			-0.005		0.004			6	1346.1	-2679.9	1.9	0.01
	15	0.02				-0.001		-0.005		0.004			6	1346	-2679.8	1.99	0.01
	16					-0.008				0.004	0.002	-0.001	6	1346	-2679.8	2	0.01
PC2	1					0.005	-0.009		0.002			0.003	6	1456.5	-2900.8	0	0.01
	2	-0.041					-0.024		0.012		0.004		6	1456.4	-2900.6	0.22	0.01
	3					0.004	-0.007			0.001		0.002	6	1456.2	-2900.1	0.69	0.01
	4		-0.003			0.004	-0.008			0.001		0.002	7	1457.2	-2900.1	0.74	0.01
	5					0.005	-0.009			0.001	0.001		0	7	1457.11	-2900	0.83
	6					0.006	-0.01		0.001		0.001		0	7	1457.06	-2899.9	0.92
	7					0.006		-0.002				-0.002	0	6	1456.03	-2899.9	0.93
	8	-0.044	-0.003				-0.026		0.013		0.005		7	1457.1	-2899.9	0.93	0.01
	9	0.006				0.006	-0.009				0.001		0	7	1456.96	-2899.7	1.12
	10	-0.057					-0.033		0.019	-0.002	0.006		7	1456.9	-2899.6	1.23	0.01
	11		-0.006	-0.005			-0.003	-0.002				0.002	7	1456.8	-2899.4	1.43	0.01
	12		-0.001			0.005	-0.009		0.002			0.003	7	1456.7	-2899.2	1.66	0.01
	13	-0.038				0.002	-0.023		0.012		0.004		7	1456.7	-2899.1	1.7	0.01
	14	-0.002				0.005	-0.009		0.002			0.003	7	1456.6	-2899	1.83	0.01
	15	-0.044					-0.029	0.001	0.014		0.005		7	1456.6	-2899	1.83	0.01
	16					0.005	-0.007			0.001	0	0.002	7	1456.6	-2898.9	1.89	0.01
	17					0.005	-0.009		0.001		0	0.003	7	1456.5	-2898.8	1.96	0.01
PC3	1				0.006			0.002				-0.002	5	1549.4	-3088.6	0	0.02
	2				0.008			0.001			-0.001	-0.002	6	1549.8	-3087.3	1.24	0.01
	3				0.006	-0.001		0.002				-0.002	6	1549.6	-3087	1.62	0.01
	4				0.006			0.002				-0.002	6	1549.5	-3086.9	1.68	0.01
	5				0.007		-0.001	0.002				-0.002	6	1549.5	-3086.8	1.76	0.01
	6							-0.001	0.006	-0.005			5	1548.4	-3086.7	1.84	0.01

	7								0.004	-0.004		-0.001	5	1548.4	-3086.6	1.96	0.01
--	---	--	--	--	--	--	--	--	-------	--------	--	--------	---	--------	---------	------	------

Tabela 2. Seleção de modelos para *Cerradomys langguthi* vista dorsal.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	-0.008		-0.011				-0.001					-0.001	6	482.94	-953.61	0	0.006
	2	-0.014		-0.009				-0.001		0.001			-0.002	7	483.89	-953.42	0.19	0.006
	3	-0.02		-0.01				-0.002	0.002				-0.002	7	483.83	-953.3	0.31	0.005
	4			-0.009	0.003				-0.001					5	481.64	-953.09	0.52	0.005
	5	-0.008	0.003	-0.011				-0.001					-0.001	7	483.71	-953.07	0.54	0.005
	6			-0.009					-0.001					4	480.55	-952.98	0.63	0.005
	7			-0.009					-0.003	0.002			-0.001	6	482.48	-952.7	0.91	0.004
	8	-0.006	0.003	-0.009				-0.001						6	482.45	-952.63	0.98	0.004
	9	-0.008		-0.011				-0.001			0.001		-0.001	7	483.44	-952.52	1.09	0.004
	10	-0.007		-0.007					-0.003	0.002			-0.002	7	483.43	-952.51	1.1	0.004
	11		0.004	-0.012		0.003		-0.001	-0.002					7	483.42	-952.48	1.12	0.004
	12			-0.01		0.003			-0.004	0.002			-0.002	7	483.4	-952.45	1.16	0.003
	13		0.003	-0.01				-0.001	-0.001					6	482.33	-952.39	1.22	0.003
	14		0.004	-0.012					-0.001			0.001		6	482.27	-952.27	1.34	0.003
	15	-0.007		-0.01	0.002			-0.001					-0.001	7	483.27	-952.17	1.44	0.003
PC1	1				0.008	-0.018	0.018				0.018		0.002	7	823.79	-1633.23	0	0.012
	2				0.007	-0.015	0.019		-0.001		0.018		0.002	8	824.67	-1632.88	0.35	0.01
	3				0.006	-0.02	0.02				0.019	0.001	0.002	8	824.62	-1632.78	0.45	0.009
	4				0.007	-0.016	0.019			-0.001	0.018		0.003	8	824.6	-1632.73	0.5	0.009
	5					-0.02	0.02				0.019	0.002	0.002	7	823.42	-1632.49	0.74	0.008

	6	-0.005			0.007	-0.017	0.019				0.018		0.002	8	824.43	-1632.41	0.82	0.008
	7	-0.046				-0.036	0.021		0.011		0.018	0.005		8	824.42	-1632.38	0.85	0.008
	8					-0.013	0.019		-0.002		0.017		0.002	7	823.25	-1632.14	1.09	0.007
	9			0.004	0.008	-0.019	0.019				0.018		0.003	8	824.24	-1632.01	1.22	0.006
	10		-0.005		0.01	-0.019	0.019				0.019		0.002	8	824.12	-1631.78	1.45	0.006
	11		-0.011		0.012	-0.02	0.02				0.021			7	823.06	-1631.77	1.46	0.006
	12			-0.006		-0.021	0.021				0.019	0.003	0.002	8	824.04	-1631.63	1.6	0.005
	13	-0.006				-0.015	0.018				0.017		0.002	7	822.96	-1631.56	1.67	0.005
	14			-0.011		-0.021	0.02				0.02	0.004		7	822.94	-1631.52	1.71	0.005
	15		0.112	-0.114	-0.097				-0.006			0.029	0.002	8	823.91	-1631.35	1.88	0.005
PC2	1	-0.06							0.01	-0.004		-0.006	6	879.02	-1745.77	0	0.013	
	2	-0.061				-0.005			0.01	-0.004		-0.006	7	880.01	-1745.66	0.11	0.012	
	3	-0.049		-0.017				-0.005	0.008			-0.004	7	879.95	-1745.54	0.22	0.012	
	4	-0.051		-0.005					0.008	-0.004		-0.005	7	879.87	-1745.39	0.38	0.011	
	5	-0.059							0.009	-0.005	-0.001	-0.006	7	879.82	-1745.28	0.49	0.01	
	6	-0.061					-0.003		0.009	-0.006	-0.001	-0.006	8	880.4	-1744.33	1.44	0.006	
	7		-0.01		0.015	0.025		-0.006	-0.005			-0.01		8	880.34	-1744.23	1.54	0.006
	8	-0.055		-0.004		-0.003			0.009	-0.004		-0.005	8	880.34	-1744.21	1.56	0.006	
	9	-0.062				-0.005		0.001	0.01	-0.005		-0.006	8	880.31	-1744.15	1.62	0.006	
	10	-0.068				-0.007		0.002	0.009	-0.005		-0.006	8	880.3	-1744.14	1.63	0.006	
	11	-0.052		-0.006			-0.003		0.008	-0.004		-0.005	8	880.22	-1743.99	1.78	0.005	
	12	-0.061					-0.002		0.01	-0.005		-0.006	7	879.17	-1743.97	1.79	0.005	

	13	-0.054		-0.016				-0.005	0.009		-0.001		-0.004	8	880.19	-1743.93	1.84	0.005
	14	-0.06				-0.003				0.01	-0.005	-0.001	-0.006	8	880.19	-1743.92	1.85	0.005
	15	-0.056		-0.019				-0.006	0.012	-0.002			-0.003	8	880.19	-1743.91	1.85	0.005
PC3	1		-0.004							-0.001				4	943.87	-1879.62	0	0.007
	2		-0.003						-0.001					4	943.52	-1878.91	0.71	0.005
	3								-0.001					3	942.47	-1878.87	0.75	0.005
	4									-0.001				3	942.34	-1878.6	1.02	0.004
	5		-0.006							-0.001	0.001			5	944.39	-1878.59	1.03	0.004
	6	-0.006	-0.005										-0.001	5	944.35	-1878.51	1.11	0.004
	7		-0.004				-0.002			-0.001				5	944.3	-1878.41	1.21	0.004
	8	-0.004	-0.004											4	943.12	-1878.12	1.5	0.003
	9		-0.004		-0.001					-0.001				5	944.07	-1877.95	1.67	0.003
	10		-0.004			0.001				-0.001				5	943.97	-1877.76	1.86	0.003
	11		-0.004							-0.001			0	5	943.92	-1877.64	1.97	0.003

Tabela 3. Seleção de modelos para *Necromys lasiurus*, vista lateral.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	0.003	-0.004	0.003		-0.005							6	756.55	-1500.93	0	0.013
	2		-0.004	0.005		-0.006			0.001				6	756.52	-1500.86	0.07	0.012
	3		-0.003	0.004		-0.006		0.001					6	756.5	-1500.83	0.1	0.012
	4	0.003	-0.004	0.004		-0.005						0	7	756.94	-1499.65	1.28	0.007
	5	0.015	-0.006					-0.003				0.001	6	755.9	-1499.62	1.31	0.007
	6		-0.004	0.003		-0.007		0.001			0		7	756.88	-1499.53	1.4	0.006
	7	0.016	-0.007		-0.002			-0.004				0.001	7	756.87	-1499.52	1.42	0.006
	8		-0.007		-0.003	-0.007		0.001			0.002		7	756.84	-1499.45	1.48	0.006
	9		-0.003	0.005	0.001	-0.006		0.001					7	756.82	-1499.4	1.53	0.006
	10	0.002	-0.006		-0.003	-0.006					0.001		7	756.81	-1499.39	1.54	0.006
	11	0.018	-0.006					-0.004			-0.001	0.001	7	756.8	-1499.37	1.57	0.006
	12		-0.007		-0.003	-0.006					0.001		6	755.68	-1499.19	1.74	0.005
	13	0.001	-0.004	0.004		-0.005			0				7	756.71	-1499.18	1.75	0.005
	14	0.002	-0.004	0.003		-0.005					0		7	756.7	-1499.17	1.76	0.005
	15			0.011	0.004	-0.011	0.002		0.002				7	756.7	-1499.16	1.77	0.005
PC1	1	0.181				0.024	0.026	-0.083	0.04				7	1204.11	-2393.99	0	0.016
	2		0.028		0.019	-0.014	0.005		0.005				7	1203.79	-2393.34	0.65	0.012
	3		0.032		0.025			0.003			-0.005		6	1202.26	-2392.36	1.64	0.007
	4	0.165				0.022	0.025	-0.077	0.038	-0.001			8	1204.27	-2392.25	1.75	0.007
	5	0.071	0.019		0.013		0.014	-0.031	0.017				8	1204.25	-2392.21	1.79	0.007

	6		0.027		0.017	-0.022	0.008		0.006		0.003		8	1204.22	-2392.15	1.84	0.007
	7	0.004	0.03		0.02	-0.014	0.006		0.004				8	1204.2	-2392.1	1.89	0.006
	8		0.031		0.021	-0.015	0.005	0.002	0.003				8	1204.19	-2392.09	1.91	0.006
	9		0.033	0.008	0.023	-0.021	0.008		0.006				8	1204.18	-2392.06	1.93	0.006
	10	-0.015	0.034		0.023	-0.018	0.003	0.009					8	1204.17	-2392.04	1.96	0.006
	11	0.184				0.024	0.027	-0.083	0.04			0.001	8	1204.16	-2392.01	1.98	0.006
	12	0.188		0.003		0.023	0.028	-0.087	0.042				8	1204.15	-2392	2	0.006
PC2	1	-0.029							0.005	-0.006		-0.005	6	1246.68	-2481.18	0	0.034
	2	-0.032			-0.003				0.006	-0.006		-0.005	7	1247.2	-2480.18	1	0.021
	3	-0.029				-0.002			0.005	-0.006		-0.005	7	1246.9	-2479.57	1.61	0.015
	4	-0.028							0.005	-0.006	0	-0.005	7	1246.82	-2479.4	1.78	0.014
	5	-0.028	0.002						0.005	-0.006		-0.005	7	1246.76	-2479.29	1.9	0.013
	6	-0.027						-0.001	0.006	-0.006		-0.005	7	1246.73	-2479.22	1.96	0.013
	7	-0.029					0		0.005	-0.006		-0.005	7	1246.71	-2479.18	2	0.013
PC3	1				-0.01	0.015		-0.009	0.003			-0.006	7	1382.29	-2750.35	0	0.017
	2	-0.012	0.013	0.007						0.003		-0.006	7	1381.86	-2749.49	0.86	0.011
	3	-0.03			-0.013		0.001		0.003		0.004	-0.008	8	1382.78	-2749.26	1.09	0.01
	4	-0.036			-0.012			0.002	0.002		0.004	-0.008	8	1382.68	-2749.07	1.28	0.009
	5	-0.03			-0.012				0.003		0.003	-0.008	7	1381.65	-2749.07	1.28	0.009
	6	-0.028			-0.012	0.003			0.002		0.003	-0.008	8	1382.64	-2748.99	1.36	0.009
	7	-0.021			-0.009	0.012	-0.003					-0.007	7	1381.59	-2748.95	1.4	0.008
	8				-0.01	0.015		-0.009	0.004	0		-0.007	8	1382.52	-2748.75	1.6	0.008

9	-0.073			-0.015	-0.018		0.015			0.008	-0.009	8	1382.48	-2748.66	1.69	0.007
10	-0.03		-0.006	-0.014			0.003			0.005	-0.007	8	1382.44	-2748.59	1.76	0.007
11	-0.02	0.012	0.009					0.002	0.002		-0.007	8	1382.38	-2748.46	1.89	0.007
12	-0.013	0.013	0.006		0.003				0.002		-0.006	8	1382.37	-2748.45	1.9	0.007
13	-0.021	0.014	0.009				0.002		0.002		-0.007	8	1382.35	-2748.41	1.94	0.006
14				-0.01	0.015	0	-0.009	0.004			-0.007	8	1382.34	-2748.38	1.97	0.006
15			-0.001	-0.01	0.016		-0.009	0.003			-0.007	8	1382.34	-2748.38	1.97	0.006

Tabela 4. Seleção de modelos para *Cerradomys langguthi* vista lateral.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	-0.009		-0.008				-0.001					-0.001	6	476.01	-939.75	0	0.01
	2			-0.006					-0.004	0.002			-0.001	6	475.7	-939.13	0.62	0.007
	3	-0.015		-0.007				-0.001		0.001			-0.002	7	476.67	-938.98	0.77	0.007
	4	-0.009		-0.009				-0.002			0.001		-0.001	7	476.54	-938.72	1.02	0.006
	5	-0.01	0.002	-0.009				-0.001					-0.001	7	476.54	-938.72	1.03	0.006
	6	-0.018		-0.008				-0.002	0.002				-0.002	7	476.48	-938.61	1.14	0.006
	7	-0.009		-0.009			-0.001	-0.001					-0.001	7	476.34	-938.33	1.42	0.005
	8	-0.028				-0.004				0.004	-0.001		-0.003	7	476.28	-938.19	1.55	0.005
	9	-0.005		-0.005					-0.003	0.003			-0.002	7	476.25	-938.15	1.6	0.004
	10	-0.01		-0.008				-0.001				0	-0.001	7	476.12	-937.88	1.87	0.004
	11			-0.007		0.002			-0.004	0.002			-0.001	7	476.07	-937.79	1.96	0.004
	12			-0.01				-0.002		-0.001	0.001			6	475.03	-937.78	1.96	0.004
	13		0.003	-0.008				-0.001	-0.002					6	475.02	-937.78	1.97	0.004
PC1	1			-0.011		0.031					-0.004	-0.004		6	856.36	-1700.46	0	0.017
	2			-0.008		0.031					-0.005	-0.005	0.001	7	856.92	-1699.48	0.98	0.01
	3		0.012	-0.026	-0.014	0.03					-0.005			7	856.65	-1698.94	1.51	0.008
	4			-0.013	-0.003	0.031					-0.004	-0.004		7	856.61	-1698.86	1.59	0.008
	5					0.032					-0.005	-0.007	0.002	6	855.55	-1698.84	1.61	0.007
	6		-0.003	-0.01		0.031					-0.004	-0.005		7	856.53	-1698.71	1.75	0.007
	7			-0.011		0.03				0	-0.004	-0.004		7	856.45	-1698.54	1.91	0.006

	8			-0.011		0.031		0			-0.004	-0.005		7	856.45	-1698.54	1.91	0.006
	9			-0.011		0.03	0.001				-0.004	-0.004		7	856.42	-1698.49	1.96	0.006
PC2	1		0.013	0.011						0.002			0.002	6	852.22	-1692.17	0	0.013
	2	0.012	0.015	0.008									0.004	6	851.55	-1690.83	1.34	0.006
	3		0.013	0.012		-0.003				0.002			0.002	7	852.58	-1690.8	1.37	0.006
	4	-0.011	0.01	0.012						0.004				6	851.47	-1690.67	1.5	0.006
	5		0.013	0.011	-0.002					0.002			0.002	7	852.43	-1690.51	1.66	0.006
	6		0.011	0.013						0.002		-0.001	0.002	7	852.43	-1690.51	1.67	0.006
	7		0.013	0.012			0.002			0.002			0.002	7	852.43	-1690.5	1.67	0.005
	8		0.02		-0.009	0.007		-0.003					0.002	7	852.4	-1690.45	1.73	0.005
	9		0.013	0.011					-0.001	0.003			0.002	7	852.38	-1690.4	1.77	0.005
	10		0.014	0.01				0		0.002			0.002	7	852.32	-1690.28	1.9	0.005
PC3	1		-0.006	-0.007									0.001	5	899.1	-1788	0	0.013
	2		-0.008	-0.009										4	897.7	-1787.27	0.73	0.009
	3		-0.007	-0.007				0					0.001	6	899.36	-1786.44	1.56	0.006
	4		-0.009									-0.002	0.002	5	898.31	-1786.43	1.57	0.006
	5		-0.01	-0.009							0.001			5	898.25	-1786.32	1.69	0.006
	6		-0.006	-0.008	-0.001								0.001	6	899.23	-1786.19	1.82	0.005
	7		-0.007	-0.006								-0.001	0.001	6	899.23	-1786.19	1.82	0.005
	8		-0.009	-0.008				0.001						5	898.16	-1786.14	1.87	0.005
	9		-0.007	-0.007							0		0.001	6	899.14	-1786.01	1.99	0.005

Tabela 5. Seleção de modelos para *Necromys lasiurus* vista ventral.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc
Log CS	1		-0.006			-0.005						0.001		5	824.35	- 1638.58	0
	2		-0.006			-0.003	-0.001							5	824.34	- 1638.56	0.01
	3		-0.006			-0.006		0			0.001		6	825.23	- 1638.29	0.29	0.012
	4		-0.006			-0.005			0		0.001		6	825.11	- 1638.05	0.53	0.01
	5	0.001	-0.005			-0.005					0.001		6	825.09	- 1638.01	0.57	0.01
	6		-0.006			-0.004	0				0		6	824.81	- 1637.45	1.13	0.008
	7	0.01	-0.006			-0.002		-0.002				0.001	7	825.78	- 1637.33	1.24	0.007
	8		-0.006	0.001		-0.003	-0.001						6	824.67	- 1637.17	1.41	0.007
	9	0.002	-0.006			-0.005					0.001	0	7	825.68	- 1637.13	1.45	0.007
	10		-0.006			-0.003	-0.001			0			6	824.63	-1637.1	1.48	0.006
	11	0.015	-0.007	-0.002				-0.004				0.001	7	825.63	- 1637.03	1.54	0.006
	12	0.012	-0.007					-0.003				0.001	6	824.55	- 1636.93	1.65	0.006
	13		-0.006			-0.006		0.001			0.001	0	7	825.55	- 1636.87	1.71	0.006
	14		-0.005	0.003		-0.005			0				6	824.5	- 1636.82	1.75	0.006
	15	0.015	-0.006					-0.003			0	0.001	7	825.48	- 1636.72	1.85	0.005
PC1	1	0.032	0.086	0.083	0.084						-0.027		7	1508.9	- 3003.58	0	0.015

	2		0.011		0.004			0.001		-0.009		-0.002	7	1508.71	-3003.2	0.38	0.013
	3	0.029	0.091	0.089	0.089			0.002			-0.029		8	1509.31	-3002.33	1.25	0.008
	4		0.012		0.006			0.003	-0.001	-0.009		-0.001	8	1509.28	-3002.27	1.31	0.008
	5	0.033	0.089	0.086	0.087	0.002					-0.028		8	1509.28	-3002.26	1.32	0.008
	6	0.029	0.004	-0.009		0.012		-0.007		-0.009			8	1509.23	-3002.17	1.41	0.008
	7	0.006	0.011		0.005					-0.008		-0.001	7	1508.2	-3002.16	1.41	0.008
	8	0.007	0.012		0.005		0.001			-0.009		-0.001	8	1509.19	-3002.09	1.49	0.007
	9		0.01		0.004	0.002		0.001		-0.009		-0.002	8	1509.02	-3001.75	1.83	0.006
	10	0.033	0.087	0.083	0.084		0				-0.027		8	1509	-3001.7	1.88	0.006
	11	0.031	0.088	0.086	0.086				0		-0.028		8	1508.98	-3001.67	1.91	0.006
	12	0.008	0.013		0.006			0.002	-0.002	-0.008			8	1508.94	-3001.59	1.99	0.006
	13	0.014	0.013		0.007		0.001		-0.001	-0.008			8	1508.94	-3001.59	1.99	0.006
PC2	1	-0.19		0.032		-0.065		0.05			0.01	-0.011	8	1480.99	-2945.69	0	0.015
	2	-0.025	-0.009	0.011					0.003	0.003		-0.004	8	1480.8	-2945.3	0.39	0.012
	3	-0.038	-0.024		-0.016				0.005		0.004	-0.005	8	1480.68	-2945.06	0.63	0.011
	4	-0.115		-0.026			-0.023	0.058	-0.035	0.003			8	1480.46	-2944.63	1.06	0.009
	5		-0.035		-0.025		0.008	-0.022	0.018		0.008	-0.007	9	1481.34	-2944.32	1.38	0.007
	6	-0.017	-0.014		-0.005	0.007	-0.003			0.002		-0.003	9	1481.34	-2944.31	1.38	0.007

	7		-0.044	-0.047	-0.035	0.026	-0.008		-0.009		0.007		9	1481.33	- 2944.29	1.4	0.007
	8				0.01	0.023	-0.01	0.005	-0.01	0.005	-0.008		9	1481.32	- 2944.27	1.42	0.007
	9	-0.165		0.028		-0.057		0.043		0.001	0.009	-0.01	9	1481.31	- 2944.25	1.44	0.007
	10	-0.066	-0.168	-0.172	-0.168					-0.014	0.058	-0.005	9	1481.3	- 2944.22	1.47	0.007
	11	0.086	-0.016			0.044		-0.036	0.007	0.004	-0.008		9	1481.29	- 2944.22	1.47	0.007
	12	-0.2		0.031	-0.002	-0.068		0.053			0.012	-0.012	9	1481.27	- 2944.17	1.53	0.007
	13	-0.034	-0.031	-0.012	-0.024				0.004		0.007	-0.005	9	1481.26	- 2944.15	1.54	0.007
	14	-0.048	-0.007				-0.007	0.015	-0.007	0.003		-0.003	9	1481.24	- 2944.12	1.57	0.007
	15	-0.031	-0.02		-0.013				0.004	0.001	0.004	-0.005	9	1481.23	-2944.1	1.59	0.007
PC3	1		-0.01				-0.002					0.001	5	1515.99	- 3021.86	0	0.021
	2		-0.01			0.002	-0.002					0.001	6	1516.57	- 3020.96	0.89	0.013
	3		-0.01	0.005				-0.003	0.003				6	1516.4	- 3020.64	1.22	0.011
	4		-0.008				-0.001						4	1514.35	- 3020.62	1.24	0.011
	5		-0.01				-0.001				0	0.001	6	1516.3	- 3020.42	1.43	0.01
	6		-0.008			0.002	-0.002						5	1515.13	- 3020.14	1.71	0.009
	7		-0.01	0.001			-0.002					0.001	6	1516.11	- 3020.06	1.8	0.008
	8		-0.01				-0.002	0				0.001	6	1516.04	- 3019.92	1.94	0.008
	9		-0.009		0.001		-0.002					0.001	6	1516.04	-3019.9	1.95	0.008

	10	0.001	-0.01				-0.002					0.001	6	1516.03	- 3019.89	1.97	0.008
--	----	-------	-------	--	--	--	--------	--	--	--	--	-------	---	---------	--------------	------	-------

Tabela 6. Seleção de modelos para *Cerradomys langguthi* vista ventral.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	-0.024		-0.009				-0.002	0.003				-0.002	7	474.76	-935.17	0	0.01
	2	-0.01		-0.011		0.003		-0.001					-0.001	7	474.37	-934.37	0.8	0.007
	3	-0.009		-0.01				-0.001					-0.001	6	473.32	-934.37	0.8	0.007
	4	-0.015		-0.008				-0.001		0.001			-0.002	7	474.28	-934.2	0.97	0.006
	5	-0.025		-0.004						0.003	-0.002		-0.003	7	474.04	-933.73	1.44	0.005
	6			-0.009		0.004			-0.005	0.002			-0.001	7	473.97	-933.58	1.59	0.005
	7	-0.022		-0.009	0.001			-0.002	0.003				-0.002	8	474.87	-933.29	1.88	0.004
	8	-0.007		-0.008				-0.001						5	471.73	-933.28	1.89	0.004
	9	-0.023		-0.009			-0.001	-0.002	0.003				-0.002	8	474.86	-933.25	1.92	0.004
	10			-0.008	0.003				-0.001					5	471.72	-933.25	1.92	0.004
	11	-0.035		-0.024				-0.009	0.018	-0.012	0.004			8	474.83	-933.2	1.97	0.004
	12	-0.023		-0.01				-0.002	0.003			0	-0.002	8	474.82	-933.18	1.99	0.004
PC1	1						0.006		-0.001					4	907.36	-1806.6	0	0.01
	2						0.005			-0.001				4	907.19	-1806.26	0.34	0.008
	3				-0.003		0.006		-0.002					5	908.1	-1806.02	0.58	0.007
	4	-0.006					0.005							4	906.81	-1805.49	1.11	0.006
	5						0.005		-0.002			-0.001		5	907.74	-1805.29	1.31	0.005
	6				-0.003		0.005			-0.001				5	907.69	-1805.19	1.41	0.005
	7		0.001				0.006		-0.002					5	907.53	-1804.86	1.73	0.004

	8					0.006		-0.001		0			5	907.5	-1804.8	1.8	0.004
	9	-0.005			-0.003	0.005							5	907.48	- 1804.76	1.84	0.004
	10				-0.001	0.005		-0.001					5	907.46	- 1804.74	1.86	0.004
	11					0.006	0	-0.001					5	907.46	- 1804.73	1.87	0.004
	12				-0.002	0.005			-0.001				5	907.46	- 1804.73	1.87	0.004
	13					0.006		-0.001	0				5	907.44	- 1804.69	1.91	0.004
	14					0.005			-0.001		0		5	907.44	- 1804.69	1.91	0.004
	15			0.001		0.006		-0.001					5	907.43	- 1804.66	1.94	0.004
PC2	1	-0.024						-0.003	0.005			-0.002	6	1040.48	- 2068.69	0	0.009
	2	-0.034					-0.001		0.004			-0.003	6	1040.43	- 2068.59	0.09	0.009
	3				0.012			-0.01	0.006		-0.002	-0.001	7	1041.42	- 2068.49	0.2	0.008
	4	-0.028		0.003				-0.003	0.006			-0.003	7	1041.37	- 2068.38	0.31	0.008
	5	-0.028					-0.001		0.003	0.001		-0.002	7	1041.31	- 2068.25	0.43	0.007
	6	0.025			0.023			-0.017	0.006		-0.004		7	1041.19	- 2068.03	0.66	0.007
	7	-0.022			0.002			-0.004	0.005			-0.002	7	1040.92	- 2067.48	1.2	0.005
	8	-0.035		-0.002			-0.001		0.004			-0.003	7	1040.91	- 2067.47	1.22	0.005
	9				0.006		0.002	-0.011	0.007			-0.002	7	1040.88	-2067.4	1.28	0.005
	10	0.023	0.002		0.021			-0.016	0.006		-0.003		8	1041.9	- 2067.34	1.35	0.005

	11	-0.019						-0.004	0.005	0.001		-0.002	7	1040.83	-2067.3	1.39	0.005	
	12					0.01		-0.009	0.005	0.001	-0.001	-0.001	8	1041.82	-2067.17	1.51	0.004	
	13	-0.035		0.002			-0.001		0.004			-0.003	7	1040.76	-2067.17	1.52	0.004	
	14	-0.027						-0.003	0.005		0	-0.003	7	1040.74	-2067.12	1.57	0.004	
	15			0.002		0.012		-0.011	0.006		-0.002	-0.001	8	1041.76	-2067.06	1.63	0.004	
PC3	1		-0.004		0.002		-0.002		0.002				0.001	7	1107.45	-2200.54	0	0.006
	2		-0.004				-0.002		0.002				0.001	6	1106.32	-2200.38	0.16	0.005
	3						-0.003		0.002		-0.001		0.001	6	1105.95	-2199.63	0.91	0.004
	4		-0.004						0.002				0.001	5	1104.84	-2199.48	1.05	0.003
	5		-0.004		0.002				0.002				0.001	6	1105.84	-2199.42	1.12	0.003
	6		-0.005				-0.003		0.002					5	1104.79	-2199.39	1.15	0.003
	7		-0.005		0.002		-0.003		0.002					6	1105.81	-2199.36	1.18	0.003
	8			-0.004			-0.002		0.002			0.001	0.001	7	1106.81	-2199.25	1.28	0.003
	9		-0.003				-0.002		0.002			0	0.001	7	1106.79	-2199.22	1.31	0.003
	10		-0.004				-0.003		0.001	0.001				6	1105.73	-2199.19	1.35	0.003
	11	0.01				0.003	-0.002						0.002	6	1105.65	-2199.04	1.5	0.003
	12		-0.007		0.004				0.002		0.001			6	1105.63	-2199	1.54	0.003
	13		-0.003				-0.003		0.002		0		0.001	7	1106.64	-2198.93	1.61	0.002

14		-0.002						0.002			0	0.001	6	1105.58	- 2198.89	1.64	0.002
15								0.002			0.001	0.001	5	1104.53	- 2198.87	1.67	0.002

Tabela 7. Seleção de modelos para *Necromys lasiurus* mandíbula.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	0.011	-0.013			-0.008				-0.004		0.002		7	540.23	-1066.12	0	0.015
	2		-0.013			-0.007			0.002	-0.004				6	538.66	-1065.08	1.04	0.009
	3		-0.012			-0.009		0.003		-0.005		0.002		7	539.54	-1064.74	1.38	0.008
	4			0.021	0.011	-0.026	0.005		0.006	-0.002				8	540.5	-1064.56	1.56	0.007
	5		-0.009			-0.008		0.002		-0.004				6	538.38	-1064.51	1.6	0.007
	6	0.012	-0.012		0.001	-0.008				-0.004		0.002		8	540.28	-1064.12	1.99	0.006
PC1	1	-0.06	0.006					0.012						5	829.49	-1648.81	0	0.011
	2	-0.058						0.011						4	828.17	-1648.23	0.58	0.008
	3	-0.063						0.012			0.001			5	829.1	-1648.01	0.79	0.007
	4					0.035		-0.014	0.006		-0.007			6	830.11	-1647.98	0.83	0.007
	5	-0.034				0.016			0.003		-0.002			6	830.05	-1647.85	0.96	0.007
	6	-0.066					-0.001	0.013						5	828.98	-1647.78	1.02	0.006
	7	-0.051	0.008					0.009		0.002				6	830.01	-1647.77	1.04	0.006
	8	-0.022		-0.011		0.015				0.002				6	829.99	-1647.73	1.08	0.006
	9	-0.053				0.006		0.009						5	828.9	-1647.62	1.19	0.006
	10	-0.024		-0.014	-0.006	0.02								6	829.92	-1647.58	1.23	0.006
	11	-0.058						0.009	0.002					5	828.84	-1647.49	1.31	0.006
	12	-0.066	0.008					0.013				-0.001		6	829.87	-1647.48	1.32	0.006
	13	-0.056	0.005			0.004		0.01						6	829.86	-1647.46	1.34	0.005
	14	-0.021	0.006	-0.01		0.013				0.003				7	830.84	-1647.35	1.46	0.005

	15	-0.062	0.005					0.012			0.001			6	829.75	-1647.25	1.56	0.005
PC2	1		0.008						-0.002	0.004	0.004	-0.005		7	874.04	-1733.75	0	0.014
	2	-0.009	0.006							0.003	0.004	-0.006		7	873.99	-1733.65	0.1	0.013
	3	-0.008								0.003	0.005	-0.005		6	872.91	-1733.57	0.19	0.013
	4		0.007					-0.002		0.004	0.004	-0.005		7	873.74	-1733.14	0.61	0.01
	5	0.091		-0.015		0.033		-0.027		0.005				7	873.71	-1733.08	0.67	0.01
	6							-0.002		0.003	0.004	-0.004		6	872.65	-1733.04	0.71	0.01
	7								-0.001	0.003	0.005	-0.004		6	872.52	-1732.8	0.95	0.009
	8		0.018	0.015	0.013					0.005		-0.005		7	873.44	-1732.55	1.21	0.008
	9			-0.013	-0.008				-0.002	0.003	0.008	-0.005		8	874.33	-1732.23	1.52	0.007
	10		0.007	-0.004					-0.002	0.004	0.005	-0.005		8	874.32	-1732.21	1.54	0.006
	11	0.107		-0.017		0.042		-0.032		0.005	-0.002			8	874.32	-1732.21	1.55	0.006
	12		0.007				0.001	-0.002		0.004	0.005	-0.005		8	874.32	-1732.2	1.55	0.006
	13		0.01		0.003				-0.002	0.004	0.004	-0.005		8	874.31	-1732.2	1.56	0.006
	14	-0.008			-0.003					0.003	0.005	-0.005		7	873.26	-1732.18	1.58	0.006
	15		0.02	0.013	0.014				-0.001	0.005		-0.005		8	874.27	-1732.1	1.65	0.006
PC3	1		-0.007	0.007						-0.002				5	959.88	-1909.58	0	0.011
	2			0.015	0.008						-0.002			5	959.24	-1908.3	1.29	0.006
	3		-0.007	0.006					0	-0.002				6	960.17	-1908.1	1.49	0.005
	4				0.004		-0.002	0.005	-0.006					6	960.08	-1907.9	1.68	0.005
	5		-0.007	0.007				0		-0.002				6	960.07	-1907.89	1.7	0.005
	6			0.015	0.008					-0.001	-0.003			6	960.07	-1907.88	1.7	0.005

7	0.009		0.005	0.004				-0.002					6	960.06	-1907.87	1.72	0.005
8			0.013	0.007						-0.002	-0.001		6	960.05	-1907.84	1.74	0.005
9	-0.001	-0.007	0.007						-0.002				6	960.02	-1907.8	1.79	0.004
10		-0.007	0.007			0			-0.002				6	960.01	-1907.77	1.82	0.004
11	0.023	-0.008			0.007		-0.007						6	960	-1907.75	1.84	0.004
12		-0.007	0.007						-0.002		0		6	959.97	-1907.7	1.89	0.004
13	0.008	-0.005						-0.003		0.002			6	959.95	-1907.65	1.94	0.004
14		-0.007	0.007	0.001					-0.002				6	959.92	-1907.59	1.99	0.004

Tabela 8. Seleção de modelos para *Cerradomys langguthi* mandíbula.

Variável	Rank	PCNM1	PCNM2	PCNM3	PCNM4	PCNM5	PCNM6	PresPC1	PresPC2	TempPC1	TempPC2	VegPC1	VegPC2	df	logLik	AICc	ΔAICc	Wi
Log CS	1	-0.013		-0.01				-0.001					-0.002	6	457.43	-902.58	0	0.007
	2			-0.01					-0.003				-0.001	5	456.3	-902.4	0.18	0.006
	3			-0.01	0.003				-0.002				-0.001	6	457.19	-902.11	0.47	0.005
	4			-0.01			-0.002		-0.002				-0.001	6	457.14	-902.01	0.57	0.005
	5	-0.013		-0.01			-0.002	-0.001					-0.002	7	458.17	-901.98	0.6	0.005
	6			-0.01	0.003		-0.003		-0.002				-0.001	7	458.08	-901.79	0.79	0.005
	7	-0.01		-0.007	0.004								-0.001	6	457.01	-901.75	0.83	0.005
	8			-0.008	0.003				-0.002					5	455.93	-901.66	0.92	0.004
	9			-0.008					-0.002					4	454.86	-901.59	0.98	0.004
	10	-0.012		-0.009	0.002			-0.001					-0.002	7	457.95	-901.54	1.04	0.004
	11			-0.011		0.002			-0.003				-0.001	6	456.69	-901.11	1.47	0.003
	12	-0.011		-0.011								0.001	-0.002	6	456.68	-901.09	1.49	0.003
	13			-0.009	0.003				-0.002		0.001		-0.001	7	457.69	-901.01	1.56	0.003
	14	-0.01		-0.008	0.004		-0.002						-0.002	7	457.67	-900.97	1.6	0.003
	15	-0.012		-0.01	0.002		-0.002	-0.001					-0.002	8	458.68	-900.89	1.69	0.003
PC1	1	0.1								-0.015	0.005	-0.003	0.012	7	791.94	-1569.51	0	0.013
	2	0.075				-0.017			0.007	-0.015	0.005		0.01	8	792.86	-1569.26	0.25	0.011
	3	0.044		0.019		-0.039		0.01				0.005	0.006	8	792.85	-1569.23	0.28	0.011
	4	0.094				-0.013		0.002		-0.013	0.005		0.011	8	792.8	-1569.12	0.39	0.011
	5	0.099				-0.006				-0.015	0.005	-0.002	0.011	8	792.64	-1568.81	0.7	0.009

	6			0.021		-0.058		0.01	0.012			0.008	0.004	8	792.53	-1568.6	0.91	0.008
	7	0.096		0.018		-0.015		0.01	-0.014				0.008	8	792.52	-1568.57	0.94	0.008
	8					-0.05			0.028	-0.016	0.005	0.006	0.007	8	792.51	-1568.55	0.96	0.008
	9	0.11							-0.003	-0.015	0.005	-0.003	0.012	8	792.45	-1568.43	1.08	0.008
	10	0.102						-0.001		-0.016	0.005	-0.003	0.012	8	792.32	-1568.17	1.34	0.007
	11	0.11		-0.008		-0.008				-0.016	0.007		0.012	8	792.31	-1568.14	1.37	0.007
	12	0.096				-0.011				-0.013	0.007		0.011	7	791.25	-1568.13	1.38	0.007
	13		-0.033	0.065	0.026	-0.061		0.017		0.012				8	792.25	-1568.03	1.48	0.006
	14	0.106			0.004					-0.016	0.005	-0.003	0.013	8	792.22	-1567.98	1.54	0.006
	15	0.099					-0.003			-0.015	0.004	-0.003	0.012	8	792.15	-1567.83	1.68	0.006
PC2	1			-0.007				-0.002			0.004			5	821.9	-1633.6	0	0.008
	2			-0.006							0.003			4	820.75	-1633.37	0.23	0.007
	3			-0.005	0.004						0.004			5	821.44	-1632.69	0.91	0.005
	4				0.007	-0.007				0.001	0.005			6	822.48	-1632.69	0.91	0.005
	5			-0.007	0.003			-0.001			0.005			6	822.36	-1632.45	1.15	0.005
	6		0.004	-0.008				-0.002			0.004			6	822.3	-1632.32	1.28	0.004
	7				0.007			-0.002			0.004	-0.002		6	822.26	-1632.25	1.34	0.004
	8										0.003			3	819.16	-1632.24	1.36	0.004
	9			-0.005		-0.003					0.003			5	821.1	-1632	1.59	0.004
	10				0.005						0.004			4	820.06	-1632	1.6	0.004
	11			-0.005	0.005	-0.004					0.004			6	822.07	-1631.88	1.72	0.004
	12				0.007						0.003	-0.001		5	821.03	-1631.87	1.72	0.004

	13			-0.007		-0.002		-0.001			0.004			6	822.07	-1631.87	1.72	0.004
	14			-0.008				-0.002		0	0.004			6	822.01	-1631.74	1.85	0.003
	15			-0.006			-0.002				0.003			5	820.96	-1631.72	1.88	0.003
PC3	1												-0.005	3	843.25	-1680.43	0	0.014
	2					-0.004							-0.005	4	844.06	-1679.99	0.44	0.011
	3				-0.004								-0.005	4	844.05	-1679.97	0.46	0.011
	4											-0.001	-0.005	4	844	-1679.86	0.57	0.01
	5				-0.003	-0.004							-0.005	5	844.69	-1679.19	1.24	0.007
	6					-0.005		0.001					-0.005	5	844.52	-1678.86	1.58	0.006
	7					-0.004						-0.001	-0.005	5	844.52	-1678.85	1.58	0.006
	8							0					-0.005	4	843.47	-1678.81	1.62	0.006
	9										0		-0.005	4	843.38	-1678.63	1.8	0.006
	10		0.001										-0.005	4	843.35	-1678.58	1.85	0.005
	11			-0.001									-0.006	4	843.32	-1678.52	1.91	0.005
	12					-0.005					0.001		-0.005	5	844.33	-1678.47	1.96	0.005
	13						0.001						-0.005	4	843.28	-1678.44	1.99	0.005

Tabela 9. Importância relativa das variáveis preditoras (Soma dos Pesos de Akaike, $\sum w_i$) na variação do tamanho e da forma do crânio. Os valores representam a probabilidade de cada variável estar incluída no melhor modelo para cada vista específica (Dorsal, Ventral, Lateral) e para a Mandíbula de *Necromys lasiurus* e *Cerradomys langguthi*.

Especie	Vista	Depend	Expl	IMP
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PCNM3	0.95498917
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	VegPC2	0.659104361
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PresPC2	0.577240104
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PresPC1	0.551147566
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PCNM1	0.523977106
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	TempPC1	0.344117576
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PCNM2	0.322772758
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PCNM4	0.273722506
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	PCNM5	0.156631128
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	TempPC2	0.119813801
Cerradomys	Dorsal	LOG CS	VegPC1	0.027435322
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM5	0.959218173
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM6	0.959218173
Cerradomys	Dorsal	PC1	TempPC2	0.959218173
Cerradomys	Dorsal	PC1	VegPC2	0.837375593
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM4	0.663168474
Cerradomys	Dorsal	PC1	VegPC1	0.395201916
Cerradomys	Dorsal	PC1	PresPC2	0.256750077
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM3	0.18853721
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM1	0.182435678
Cerradomys	Dorsal	PC1	PCNM2	0.141429955
Cerradomys	Dorsal	PC1	TempPC1	0.081162991
Cerradomys	Dorsal	PC1	PresPC1	0.040036781
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM1	0.954966828
Cerradomys	Dorsal	PC2	VegPC2	0.954966828
Cerradomys	Dorsal	PC2	TempPC2	0.829371082
Cerradomys	Dorsal	PC2	TempPC1	0.829078347
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM3	0.366402714
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM5	0.344476658
Cerradomys	Dorsal	PC2	PresPC1	0.325628383
Cerradomys	Dorsal	PC2	PresPC2	0.25263063
Cerradomys	Dorsal	PC2	VegPC1	0.207440755
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM6	0.164375344
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM2	0.081921108
Cerradomys	Dorsal	PC2	PCNM4	0.045033172
Cerradomys	Dorsal	PC3	PCNM2	0.798222341

Cerradomys	Dorsal	PC3	TempPC1	0.618332216
Cerradomys	Dorsal	PC3	PresPC2	0.217596064
Cerradomys	Dorsal	PC3	PCNM1	0.16407172
Cerradomys	Dorsal	PC3	VegPC2	0.148322063
Cerradomys	Dorsal	PC3	TempPC2	0.093634735
Cerradomys	Dorsal	PC3	PCNM6	0.085713764
Cerradomys	Dorsal	PC3	PCNM4	0.067915637
Cerradomys	Dorsal	PC3	PCNM5	0.061830535
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PCNM3	0.935177029
Cerradomys	Lateral	LOG CS	VegPC2	0.894447118
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PCNM1	0.738167305
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PresPC1	0.715489767
Cerradomys	Lateral	LOG CS	TempPC1	0.433149698
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PresPC2	0.352157077
Cerradomys	Lateral	LOG CS	TempPC2	0.202156171
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PCNM2	0.137055217
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PCNM5	0.117674025
Cerradomys	Lateral	LOG CS	PCNM6	0.069347604
Cerradomys	Lateral	LOG CS	VegPC1	0.055318702
Cerradomys	Lateral	PC1	PCNM5	1
Cerradomys	Lateral	PC1	TempPC2	1
Cerradomys	Lateral	PC1	PCNM3	0.901778891
Cerradomys	Lateral	PC1	VegPC1	0.896651443
Cerradomys	Lateral	PC1	VegPC2	0.233432275
Cerradomys	Lateral	PC1	PCNM4	0.202537074
Cerradomys	Lateral	PC1	PCNM2	0.195290041
Cerradomys	Lateral	PC1	TempPC1	0.084698471
Cerradomys	Lateral	PC1	PresPC1	0.084695309
Cerradomys	Lateral	PC1	PCNM6	0.082520111
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM2	1
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM3	0.915765682
Cerradomys	Lateral	PC2	VegPC2	0.905879212
Cerradomys	Lateral	PC2	TempPC1	0.813713145
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM1	0.196173325
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM5	0.184661457
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM4	0.171105567
Cerradomys	Lateral	PC2	PresPC1	0.161435453
Cerradomys	Lateral	PC2	VegPC1	0.086618107
Cerradomys	Lateral	PC2	PCNM6	0.086507335
Cerradomys	Lateral	PC2	PresPC2	0.082374444
Cerradomys	Lateral	PC3	PCNM2	1

Cerradomys	Lateral	PC3	PCNM3	0.901013813
Cerradomys	Lateral	PC3	VegPC2	0.670698099
Cerradomys	Lateral	PC3	VegPC1	0.186416254
Cerradomys	Lateral	PC3	PresPC1	0.184861643
Cerradomys	Lateral	PC3	TempPC2	0.173540418
Cerradomys	Lateral	PC3	PCNM4	0.087527615
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PCNM3	1
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PCNM1	0.865072439
Cerradomys	Ventral	LOG CS	VegPC2	0.8148575
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PresPC1	0.78649822
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PresPC2	0.542048958
Cerradomys	Ventral	LOG CS	TempPC1	0.31132805
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PCNM5	0.181668599
Cerradomys	Ventral	LOG CS	TempPC2	0.13898242
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PCNM4	0.125015692
Cerradomys	Ventral	LOG CS	PCNM6	0.062023253
Cerradomys	Ventral	LOG CS	VegPC1	0.059830348
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM6	1
Cerradomys	Ventral	PC1	PresPC2	0.60088151
Cerradomys	Ventral	PC1	TempPC1	0.323208414
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM4	0.160453349
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM5	0.153339754
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM1	0.125817093
Cerradomys	Ventral	PC1	VegPC1	0.116730288
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM2	0.054335891
Cerradomys	Ventral	PC1	TempPC2	0.052630637
Cerradomys	Ventral	PC1	PresPC1	0.050842351
Cerradomys	Ventral	PC1	PCNM3	0.049139773
Cerradomys	Ventral	PC2	TempPC1	0.965329889
Cerradomys	Ventral	PC2	VegPC2	0.805138375
Cerradomys	Ventral	PC2	PresPC2	0.746136341
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM1	0.717454495
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM5	0.45706835
Cerradomys	Ventral	PC2	VegPC1	0.378580888
Cerradomys	Ventral	PC2	PresPC1	0.3614899
Cerradomys	Ventral	PC2	TempPC2	0.271378855
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM3	0.175387776
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM4	0.077347479
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM2	0.072592995
Cerradomys	Ventral	PC2	PCNM6	0.033166664
Cerradomys	Ventral	PC3	PresPC2	0.853458439

Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM6	0.767309742
Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM2	0.657477277
Cerradomys	Ventral	PC3	VegPC2	0.632318595
Cerradomys	Ventral	PC3	VegPC1	0.302849121
Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM4	0.290571536
Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM3	0.18052408
Cerradomys	Ventral	PC3	TempPC2	0.165081744
Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM1	0.145894631
Cerradomys	Ventral	PC3	TempPC1	0.116953293
Cerradomys	Ventral	PC3	PCNM5	0.091587584
Cerradomys	Ventral	PC3	PresPC1	0.056764732
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM3	1
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	VegPC2	0.806237292
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PresPC2	0.626964876
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM4	0.453449638
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM1	0.427440206
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM6	0.256302532
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PresPC1	0.239054338
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	VegPC1	0.114598927
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM2	0.108227923
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	PCNM5	0.084983677
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	TempPC2	0.030783767
Cerradomys	Mandibula	LOG CS	TempPC1	0.025844203
Cerradomys	Mandibula	PC1	VegPC2	0.922290212
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM1	0.810151229
Cerradomys	Mandibula	PC1	TempPC1	0.775865528
Cerradomys	Mandibula	PC1	TempPC2	0.733109236
Cerradomys	Mandibula	PC1	VegPC1	0.658087141
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM5	0.630086521
Cerradomys	Mandibula	PC1	PresPC1	0.421561125
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM3	0.380235734
Cerradomys	Mandibula	PC1	PresPC2	0.332830686
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM4	0.084366628
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM2	0.078241808
Cerradomys	Mandibula	PC1	PCNM6	0.038644435
Cerradomys	Mandibula	PC2	TempPC2	1
Cerradomys	Mandibula	PC2	PCNM3	0.69803377
Cerradomys	Mandibula	PC2	PresPC1	0.419001914
Cerradomys	Mandibula	PC2	PCNM4	0.369546431
Cerradomys	Mandibula	PC2	PCNM5	0.212657154
Cerradomys	Mandibula	PC2	TempPC1	0.129386607

Cerradomys	Mandibula	PC2	VegPC1	0.119767167
Cerradomys	Mandibula	PC2	PCNM2	0.084171255
Cerradomys	Mandibula	PC2	PCNM6	0.070764581
Cerradomys	Mandibula	PC2	PresPC2	0.069384748
Cerradomys	Mandibula	PC2	VegPC2	0.035443295
Cerradomys	Mandibula	PC3	VegPC2	1
Cerradomys	Mandibula	PC3	PCNM5	0.365740662
Cerradomys	Mandibula	PC3	PCNM4	0.185865964
Cerradomys	Mandibula	PC3	VegPC1	0.16818331
Cerradomys	Mandibula	PC3	PresPC1	0.125401207
Cerradomys	Mandibula	PC3	TempPC2	0.109072958
Cerradomys	Mandibula	PC3	PCNM2	0.055212577
Cerradomys	Mandibula	PC3	PCNM3	0.05360114
Cerradomys	Mandibula	PC3	PCNM6	0.051503656

Discussão Geral

A presente tese foi estruturada sob a premissa de que compreender a diversificação biológica em paisagens complexas exige integrar o potencial teórico de mudança, a evolvabilidade, com a materialização empírica dessa variação sob filtros ecológicos reais. Ao longo desta investigação buscamos conectar a revisão sistemática do conceito de evolvabilidade apresentada no Capítulo 1 com a investigação ecomorfológica robusta em roedores do Nordeste brasileiro detalhada no Capítulo 2. Nossos achados indicam que a morfologia craniana de *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* não é um artefato estático da história evolutiva, mas sim um sistema dinâmico que responde ativamente à heterogeneidade ambiental.

A síntese teórica do Capítulo 1 estabeleceu que a evolvabilidade depende da arquitetura genética e da plasticidade fenotípica para gerar variantes viáveis sobre as quais a seleção pode atuar (Hansen et al., 2023; Nuño de la Rosa, 2017). Embora não tenhamos mensurado a evolvabilidade diretamente através de matrizes de variância e covariância genética ou paisagens adaptativas, os padrões morfológicos observados no Capítulo 2 oferecem evidências fenotípicas claras desse potencial. O predomínio do Isolamento pelo Ambiente, o IBE, sobre o Isolamento pela Distância, o IBD, sugere que a variação morfológica nessas espécies é funcionalmente direcionada pelas condições locais (Wang; Bradburd, 2014). Se a evolvabilidade fosse baixa ou se as restrições do desenvolvimento fossem insuperáveis esperaríamos que a deriva genética e a distância geográfica fossem os principais estruturadores da diversidade resultando em um mapa morfológico que espelharia apenas a geografia (Hansen; Houle, 2008; Lynch, 1990). Ao contrário encontramos uma correspondência fina entre a forma do crânio e os gradientes ecológicos indicando que as pressões seletivas da Caatinga e Mata Atlântica estão acessando a variação fenotípica disponível e promovendo ajustes locais (Maestri et al., 2017).

A Caatinga e suas áreas de ecótono são caracterizadas por clima semiárido com chuvas concentradas em poucos meses e altas temperaturas médias anuais além de uma vegetação que muda abruptamente em distâncias relativamente curtas (Da Silva; Leal; Tabarelli, 2018; Prado, 2003). As mesorregiões usadas na tese capturam contrastes bem conhecidos onde a Zona da Mata está associada a maiores níveis de umidade e a coberturas florestais mais

densas o Agreste representa uma faixa de transição com mosaicos de vegetação e o Sertão concentra as condições mais secas com forte sazonalidade hídrica e predominância de formações xeromórficas (Ab'Sáber, 2003). Os resultados do Capítulo 2 mostram que a forma e o tamanho do crânio respondem de maneira distinta a esses gradientes e que cada espécie explora uma solução morfológica diferente diante dos mesmos filtros climáticos de vegetação e espaciais. Isso está em linha com estudos que destacam a sensibilidade da morfologia craniana de roedores neotropicais à heterogeneidade ambiental (Maestri et al., 2016a; Magnusson et al., 2021).

Essa conexão torna-se evidente quando analisamos a distribuição das espécies através das mesorregiões pois o gradiente atua como um laboratório natural de pressões seletivas. Em nossos resultados as variáveis climáticas como precipitação anual e sazonalidade da temperatura mostraram ser preditores robustos da forma craniana. Nos municípios situados na Zona da Mata onde a disponibilidade hídrica e a produtividade primária são altas ao longo do ano os recursos alimentares tendem a ser mais macios e abundantes como frutos e sementes menos lignificadas. Isso relaxa a pressão sobre o aparato mastigatório e permite morfologias cranianas associadas a uma mordida menos potente, porém funcionalmente eficiente para o processamento de itens diversos (Dumont, 2007).

Em *Necromys lasiurus* o padrão mais evidente é a combinação de um dimorfismo sexual no tamanho com uma variação geográfica forte em múltiplas escalas. Machos apresentam crânios e mandíbulas sistematicamente maiores do que as fêmeas em todas as vistas analisadas o que é coerente com trabalhos ecológicos que descrevem a espécie como típica de áreas abertas com alta mobilidade onde machos percorrem distâncias maiores (Pires et al., 2010; Sobral; De Oliveira, 2023). As análises mostram que a variação do tamanho do crânio está estruturada tanto por mesorregião quanto por município com indivíduos da Zona da Mata apresentando dimensões menores do que aqueles do Agreste e do Sertão. Esse padrão sugere que condições mais úmidas e vegetação densa podem favorecer corpos menores possivelmente relacionados à termorregulação e locomoção em micro-habitats fechados (McNab, 2010; Yom-Tov; Geffen, 2011).

Quando observamos a escala municipal surgem gradientes ainda mais finos na resposta de *N. lasiurus*. Municípios como Garanhuns e Triunfo, localizados em áreas mais elevadas e

frescas dentro do semiárido, concentram os maiores valores de tamanho contrastando com Viçosa e Caruaru que exibem dimensões menores. Essa distribuição concorda com a ideia de que o tamanho corporal em pequenos mamíferos pode aumentar em ambientes onde a combinação de menor estresse térmico e produtividade específica permite maior investimento em crescimento (Yom-Tov; Geffen, 2011). As matrizes espaciais incluídas nos modelos reforçam esse quadro ao indicar que determinados eixos de componentes espaciais capturam bem a estrutura de diferenças entre municípios o que é consistente com o fato de que a espécie tem histórico de expansão pela diagonal seca sul-americana (D'Elia et al., 2008).

Cerradomys langguthi por sua vez apresenta um cenário distinto onde não foi detectado dimorfismo sexual significativo, indicando uma organização morfológica governada primordialmente pelas condições ambientais locais. As diferenças no tamanho e forma são fortemente associadas à mesorregião e ao município com crânios maiores no Agreste e em partes da Zona da Mata enquanto o Sertão reúne os menores valores médios. Sendo uma espécie associada a ambientes abertos de maior produtividade e mosaicos de vegetação mais alta (Percequillo; Hingst-Zaher; Bonvicino, 2008) esse padrão sugere que as dimensões corporais respondem diretamente aos gradientes de cobertura vegetal. Em locais como Palmeira dos Índios e Viçosa há maior oferta de sementes e frutos o que pode favorecer indivíduos maiores enquanto a caatinga hiperxerófila no Sertão impõe restrições severas de alimento (Balčiauskas et al., 2025).

Estudos recentes com roedores em gradientes de aridez corroboram essa interpretação demonstrando que o estresse hídrico e a dureza da dieta são motores primários da evolução craniana em escalas microevolutivas (Balčiauskas et al., 2025; Caccavo; Oliveira, 2016). Portanto a diversificação morfológica que detectamos não é aleatória pois ela rastreia as demandas energéticas e mecânicas impostas por cada fitofisionomia (Dumont, 2007; McNab, 2010). As variáveis de precipitação e temperatura sintetizadas nos componentes principais separam municípios úmidos como Viçosa e Limoeiro de Anadia dos mais secos como Caruaru e Pesqueira refletindo-se nas assinaturas claras na forma do crânio de ambas as espécies (Alvares et al., 2013).

Os testes de Mantel e a seleção de modelos indicam que para ambas as espécies a dissimilaridade morfológica se relaciona de maneira mais consistente com a distância ambiental do que com a distância geográfica pura. Populações que vivem em ambientes estruturalmente semelhantes tendem a ser mais parecidas entre si mesmo quando separadas por grandes distâncias. Esse resultado é compatível com estudos que apontam a predominância do isolamento pelo ambiente na diferenciação de populações em paisagens heterogêneas (Sexton; Hangartner; Hoffmann, 2014).

O arcabouço teórico apresentado no Capítulo 1 contribui para interpretar esses padrões de forma cautelosa pois medir evolvabilidade de modo estrito exigiria abordagens experimentais que não foram o escopo desta tese. Contudo o diálogo entre os capítulos mostra que a organização da variação morfológica observada é coerente com a teoria de que a estrutura do ambiente pode canalizar a diversidade fenotípica em direções específicas (West-Eberhard, 1989). Em *N. lasiurus* a coexistência de padrão geográfico e dimorfismo sexual sugere uma integração de pressões de seleção sexual e natural. Já em *C. langguthi* a forte resposta à vegetação indica um acoplamento mais rígido com a estrutura do habitat.

Por fim os resultados da tese têm implicações importantes para a compreensão de como roedores podem responder a mudanças ambientais futuras na Caatinga. Esse bioma é vulnerável à intensificação de secas e conversão de habitat processos que alteram a disponibilidade de recursos. *Necromys lasiurus* pode manter certos morfotipos funcionais sob cenários de maior abertura devido à sua plasticidade histórica enquanto *Cerradomys langguthi* parece depender mais de mosaicos produtivos, sugerindo que a perda de fragmentos florestais e transições úmidas no Agreste pode reduzir drasticamente a diversidade morfológica da espécie. Concluimos que a diversificação nestes ambientes é um processo ecológico ativo onde o clima e a vegetação atuam como agentes modeladores sobre uma morfologia inerentemente variável.

Considerações Finais

A presente tese buscou preencher uma lacuna relevante na biologia evolutiva; ao integrar a revisão conceitual com a análise ecomorfológica, demonstramos que a diversificação de roedores sigmodontíneos no Nordeste brasileiro não é um processo estático, mas um sistema dinâmico onde a morfologia responde ativamente aos filtros ecológicos. Confirmamos que a variação craniana em *Necomys lasiurus* e *Cerradomys langguthi* rastreia de forma consistente os gradientes de umidade, temperatura e vegetação, desde a Mata Atlântica até o Sertão, evidenciando o papel preponderante do isolamento pelo ambiente (IBE) sobre o isolamento geográfico puro.

É importante ressaltar que o escopo inicial desta pesquisa previa uma terceira etapa de investigação em escala espacial mais fina, focada na estrutura de comunidades de roedores simpátricas ao nível de sítio onde os roedores foram coletados. O objetivo era avaliar a partição de nicho morfológico e a dispersão de atributos comparando entre comunidades que abitam diferentes condições climáticas. Embora o registro fotográfico dos indivíduos das demais espécies tenha sido realizado no Museu Nacional, a complexidade analítica e o tempo demandado para assegurar a robustez dos dois primeiros capítulos inviabilizaram a conclusão da digitalização dos marcos anatômicos e das provas de repetibilidade necessárias para este terceiro componente. Contudo, este banco de imagens padronizado constitui um passivo científico organizado, pronto para análises futuras.

Nessa etapa de escala fina, a intenção era utilizar as coordenadas morfométricas para calcular padrões de integração fenotípica e modularidade (Matrizes P). Embora não sejam uma medida direta de evolvibilidade genética, a literatura especializada, baseada na conjectura de Cheverud, (1988), suporta o uso dessas métricas fenotípicas como proxies para inferir o potencial evolutivo e as restrições de desenvolvimento em populações naturais onde dados genéticos não estão disponíveis. A existência desse banco de imagens padronizado representa, portanto, um material valioso e uma oportunidade imediata para a continuidade desta linha de pesquisa.

Por fim, identificamos a necessidade de complementar a abordagem fenotípica deste estudo com ferramentas moleculares. A aplicação futura de genômica de paisagem será fundamental para determinar se as diferenças morfológicas observadas possuem base genética herdável (adaptação local) ou se resultam majoritariamente de plasticidade fenotípica. Em um cenário de mudanças climáticas que ameaçam a heterogeneidade ambiental da Caatinga, distinguir entre esses mecanismos é crucial para prever a resiliência dessas espécies e orientar estratégias de conservação que preservem não apenas habitats, mas também os processos evolutivos em curso.

Bibliografia Geral

ABREU, Edson F. et al. Lista de Mamíferos do Brasil. Zenodo, 20 dez. 2024. Disponível em: <<https://zenodo.org/doi/10.5281/zenodo.14536925>>. Acesso em: 27 jul. 2025

AB'SABER, Aziz Nacib. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorfologia*, n. 43, p. 1–39, 1974.

AB'SÁBER, Aziz Nacib. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas: Ateliê editorial, 2003. v. 1

ALAM, Shaan E. et al. Nutritional aspects of epigenetic inheritance. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, v. 90, n. 8, p. 989–994, ago. 2012.

ALEXANDER, Nathan; COSENTINO, Bradley J.; SCHOOLEY, Robert L. Partitioning genetic structure of a subterranean rodent at multiple spatial scales: accounting for isolation by barriers, distance, and environment. *Landscape Ecology*, v. 39, n. 5, p. 92, 18 abr. 2024.

ALMEIDA-ROCHA, Juliana M. et al. The impact of anthropogenic disturbances on the genetic diversity of terrestrial species: A global meta-analysis. *Molecular Ecology*, v. 29, n. 24, p. 4812–4822, 2020.

ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

ANDRADE-LIMA, D. Vegetação: Atlas Nacional do Brasil. IBGE, Cons. Nac. Geogr. Rio de Janeiro, 1966.

ARBOUR, J. H.; CURTIS, A. A.; SANTANA, S. E. Sensory adaptations reshaped intrinsic factors underlying morphological diversification in bats. *BMC Biology*, v. 19, n. 1, p. 88, dez. 2021.

ASSIS, Ana Paula A. et al. Reduced evolutionary potential of a frugivorous bird species in fragmented forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 10, 16 ago. 2022.

AUFFRAY, Jean-Christophe; RENAUD, Sabrina; CLAUDE, Julien. Rodent Biodiversity in Changing Environments. *Nat. Sci.*, v. 43, p. 83–93, 2009.

BADER, H. Alhajeri. Cranial variation in allactagine jerboas (Allactaginae, Dipodidae, Rodentia): a geometric morphometric study. *Zoological Research*, v. 42, n. 2, p. 182–194, 2021.

BALČIAUSKAS, Linas et al. Morphological Variation in the Striped Field Mouse Across Three Countries. *Animals*, v. 15, n. 3, p. 452, 6 fev. 2025.

BALKENHOL, Niko et al. Landscape-level comparison of genetic diversity and differentiation in a small mammal inhabiting different fragmented landscapes of the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Genetics*, v. 14, n. 2, p. 355–367, 2013.

BÖHMER, Christine; BÖHMER, Estella. Shape Variation in the Craniomandibular System and Prevalence of Dental Problems in Domestic Rabbits: A Case Study in Evolutionary Veterinary Science. *Veterinary Sciences*, v. 4, n. 1, p. 5, 24 jan. 2017.

BOLLATI, V.; BACCARELLI, A. Environmental epigenetics. *Heredity*, v. 105, n. 1, p. 105–112, jul. 2010.

BOURG, Salomé et al. Directional epistasis is common in morphological divergence. *Evolution*, v. 78, n. 5, p. 934–950, 1 maio 2024.

BRAGA, Caryne Aparecida de Carvalho; OLIVEIRA, João Alves de; CERQUEIRA, Rui. Estrutura de Metacomunidades de Rodentia das regiões serranas do Nordeste do Brasil: uma análise ecológica e biogeográfica: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2016.

BRIGANDT, Ingo. Typology now: Homology and developmental constraints explain evolvability. *Biology and Philosophy*, v. 22, n. 5, p. 709–725, nov. 2007.

BRITO, D. et al. *Marmosa paraguayana* (amended version of 2015 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species, v. e.T136844A, 2018.

BROOKFIELD, John F. Y. Evolution and evolvability: celebrating Darwin 200. *Biology Letters*, v. 5, n. 1, p. 44–46, 23 fev. 2009.

BROWN, Rachael L. Learning, evolvability and exploratory behaviour: Extending the evolutionary reach of learning. *Biology and Philosophy*, v. 28, n. 6, p. 933–955, nov. 2013.

BROWN, Rachael L. What evolvability really is. *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 65, n. 3, p. 549–572, 2014a.

BROWN, Rachael L. What Evolvability Really Is. *The British Journal for the Philosophy of Science*, v. 65, n. 3, p. 549–572, 1 set. 2014b.

BRUNT, David. Climatic Continentality and Oceanity. *The Geographical Journal*, v. 64, n. 1, p. 43, jul. 1924.

BURGIN, Connor J. et al. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, v. 99, n. 1, p. 1–14, 2018.

CACCAVO, Aldo et al. Does stress mess with rodents' heads? Influence of habitat amount and genetic factors in mandible fluctuating asymmetry in South American water rats (*Nectomys squamipes*, Sigmodontinae) from Brazilian Atlantic rainforest remnants. *Ecology and Evolution*, v. 11, n. 11, p. 7080–7092, jun. 2021.

CACCAVO, Aldo; OLIVEIRA, João Alves. Detecting morphological limits between parapatric species: Cranial variation in *Cerradomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) from northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, v. 97, n. 6, p. 1602–1616, 2016.

CANCELLARE, Imogene A. et al. Multiscale patterns of isolation by ecology and fine-scale population structure in Texas bobcats. *PeerJ*, v. 9, p. e11498, 3 jun. 2021.

CARDINI, Andrea; POLLY, P. David. Larger mammals have longer faces because of size-related constraints on skull form. *Nature Communications*, v. 4, n. 1, p. 2458, 18 set. 2013.

CARTER, Ashley J. R.; HERMISSON, Joachim; HANSEN, Thomas F. The role of epistatic gene interactions in the response to selection and the evolution of evolvability. *Theoretical Population Biology*, v. 68, n. 3, p. 179–196, nov. 2005.

CASSETTA, Elena; MARQUES DA SILVA, Jorge; VECCHI, Davide. From Assessing to Conserving Biodiversity Conceptual and Practical Challenges. [S.l.: S.n.]. v. 24

Cenários para o Bioma Caatinga: síntese do diagnóstico e zoneamento ecológico-econômico. . Brasília: Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2004.

CHEVERUD, James. Role of mutation in fly-wing evolution. *Nature*, v. 548, p. 401–403, 24 ago. 2017.

CHEVERUD, James M. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, v. 42, n. 5, p. 958–968, set. 1988.

CLEMENTE, Christofer J.; DICK, Taylor J. M. How scaling approaches can reveal fundamental principles in physiology and biomechanics. *Journal of Experimental Biology*, v. 226, n. 7, p. jeb245310, 1 abr. 2023.

COSTA, Bárbara. Evolução e integração morfológica do crânio dos roedores da subfamília Sigmodontinae Wagner, 1843 (Rodentia, Cricetidae). Universidade de São Paulo.

CURRAN, Sabrina C. Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. *Journal of Archaeological Science*, v. 39, n. 4, p. 1172–1182, abr. 2012.

DA ROSA, Clarissa Alves et al. *Necomys lasiurus*: Lessons From a 38-Year Study in an Amazonian Savanna. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 9, p. 716384, 17 set. 2021.

DA SILVA, José Maria Cardoso; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo. Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America: Springer, 2018.

DAWKINS, Richard; LANGTON, Christopher. Artificial life. In: PROCEEDINGS OF THE Interdisciplinary workshop on the synthesis and simulation of living systems, Santa Fe Institute studies in the sciences of complexity. Anais... 1989.

DE GÓES MACIEL, Fernanda et al. Loss of genetic diversity and isolation by distance and by environment in populations of a keystone ungulate species. *Conservation Genetics*, v. 25, n. 4, p. 939–953, ago. 2024.

D'ELÍA, Guillermo et al. Systematics of *Necomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy*, v. 89, n. 3, p. 778–790, jun. 2008.

DEWITT, Thomas J.; SIH, Andrew; WILSON, David Sloan. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 13, n. 2, p. 77–81, fev. 1998.

DI-NIZO, Camilla B. et al. Species limits in *Wiedomys* (Cricetidae: Sigmodontinae) reinforce the South American São Francisco River as a biogeographic barrier. *Journal of Mammalogy*, v. 106, n. 1, p. 2–29, 29 jan. 2025.

DOCHTERMANN, Ned A. et al. The Heritability of Behavior: A Meta-analysis. In: Oxford University Press, 1 jul. 2019.

DRAGHI, Jeremy A.; WHITLOCK, Michael C. Phenotypic plasticity facilitates mutational variance, genetic variance, and evolvability along the major axis of environmental variation. *Evolution*, v. 66, n. 9, p. 2891–2902, set. 2012.

DUCKWORTH, Renée A. The role of behavior in evolution: A search for mechanism. *Evolutionary Ecology*, v. 23, n. 4, p. 513–531, 2009.

DUMONT, E. R. Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology*, v. 47, n. 1, p. 137–146, 10 maio 2007.

DUNN, Jason; CARDINI, Andrea; ELTON, Sarah. Biogeographic variation in the baboon: dissecting the cline. *Journal of Anatomy*, v. 223, n. 4, p. 337–352, out. 2013.

EARL, David J.; DEEM, Michael W. Evolvability is a selectable trait. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 101, n. 32, p. 11531–11536, 10 ago. 2004.

ESSL, Franz et al. Historical legacies accumulate to shape future biodiversity in an era of rapid global change. *Diversity and Distributions*, v. 21, n. 5, p. 534–547, maio 2015.

FABRE, Pierre-Henri et al. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach *BMC Evolutionary Biology*. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/88>>.

FARKOVÁ, Lucie et al. Geographical patterns in mandible variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 142, n. 1, p. 113–120, 2 maio 2024.

FEIJÓ, Anderson et al. Divergent selection along elevational gradients promotes genetic and phenotypic disparities among small mammal populations. *Ecology and Evolution*, v. 9, n. 12, p. 7080–7095, jun. 2019.

FEINER, Nathalie; BRUN-USAN, Miguel; ULLER, Tobias. Evolvability and evolutionary rescue. *Evolution and Development*, v. 23, n. 4, p. 308–319, 1 jul. 2021.

FERREIRA-CARDOSO, Sérgio et al. Flexible conservatism in the skull modularity of convergently evolved myrmecophagous placental mammals. *BMC Ecology and Evolution*, v. 22, n. 1, 1 dez. 2022.

FORNEL, Rodrigo; CORDEIRO-ESTRELA, Pedro; DE FREITAS, Thales Renato O. Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental context. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 101, n. 3, p. 705–720, nov. 2010.

FOSTOWICZ-FRELIK, Łucja; TSENG, Z. Jack. The mammalian skull: development, structure and function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 378, n. 1880, p. 20220077, 3 jul. 2023.

GARANT, Dany et al. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <www.nature.com/nature>.

GASTON, Kevin J. et al. Macrophysiology: A Conceptual Reunification. *The American Naturalist*, v. 174, n. 5, p. 595–612, nov. 2009.

GINOT, Samuel et al. Bite Force Performance from wild Derived mice has Undetectable Heritability Despite Having Heritable Morphological Components. *Evolutionary Biology*, v. 49, n. 4, p. 434–448, 1 dez. 2022.

GOHLI, Jostein; VOJE, Kjetil L. An interspecific assessment of Bergmann's rule in 22 mammalian families. *BMC Evolutionary Biology*, v. 16, n. 1, p. 222, dez. 2016.

GOLDSMITH, T. C. Evolvability, population benefit, and the evolution of programmed aging in mammals. *Biochemistry (Moscow)*, v. 82, n. 12, p. 1423–1429, 1 dez. 2017.

GOLDSMITH, Theodore C. Mammal Aging is Controlled by an Evolvability-Based Adaptive Program. *Biochemistry (Moscow)*, v. 87, n. 12–13, p. 1405–1412, 1 dez. 2022.

GOULD, S. J. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, v. 43, n. 3, p. 516–539, 1989.

GUERRERO-BOSAGNA, Carlos; SKINNER, Michael K. Environmentally induced epigenetic transgenerational inheritance of phenotype and disease. *Molecular and Cellular Endocrinology*, v. 354, n. 1–2, p. 3–8, maio 2012.

GUTIÉRREZ, Eliécer E.; MARINHO-FILHO, Jader. The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, v. 644, p. 105–157, 10 jan. 2017.

HANSEN, T. F.; HOULE, D. Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 21, n. 5, p. 1201–1219, set. 2008.

HANSEN, Thomas F. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. 2003.

HANSEN, Thomas F. The Evolution of Genetic Architecture. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 37, n. 1, p. 123–157, 1 dez. 2006.

HANSEN, Thomas F. et al. Evolvability : a unifying concept in evolutionary biology? [S.l.: S.n.].

HANSEN, Thomas F.; PÉLABON, Christophe; HOULE, David. Heritability is not Evolvability. *Evolutionary Biology*, v. 38, n. 3, p. 258–277, set. 2011.

HEDRICK, Brandon P. et al. Morphological Diversification under High Integration in a Hyper Diverse Mammal Clade. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 27, n. 3, p. 563–575, 1 set. 2020.

HIPSLEY, Christy A.; MÜLLER, Johannes. Developmental dynamics of ecomorphological convergence in transcontinental lizard radiation. *Evolution*, v. 71, n. 4, p. 936–948, abr. 2017.

HOLSTAD, Agnes et al. Evolvability predicts macroevolution under fluctuating selection. *Science*, v. 384, n. 6696, p. 688–693, 10 maio 2024.

HOULE, D. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, v. 130, n. 1, p. 195–204, 1 jan. 1992.

HOULE, David et al. Mutation predicts 40 million years of fly wing evolution. *Nature*, v. 548, n. 7668, p. 447–450, 24 ago. 2017.

HOULE, David; ROSSONI, Daniela M. Complexity, Evolvability, and the Process of Adaptation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 53, n. 1, p. 137–159, 2 nov. 2022.

IAEGER, Chaiane Teila; MAESTRI, Renan; FORNEL, Rodrigo. Diversification of the cranium and mandible of spiny rats of the genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) in an environmental and phylogenetic context. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 2, p. 603–614, 1 abr. 2021.

IBGE. Divisão Regional do Brasil em Mesorregiões e Microrregiões Geográficas. v. 1. Rio de Janeiro: IBGE, 1990.

ISAAC, Joanne L. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review*, v. 35, n. 1, p. 101–115, jan. 2005.

JAIN, Yachna et al. Convergent evolution of a genomic rearrangement may explain cancer resistance in hystrico- and sciuromorpha rodents. *npj Aging and Mechanisms of Disease*, v. 7, n. 1, 1 dez. 2021.

JONES, Clara B. Robustness, plasticity, and evolvability in mammals: a thermal niche approach: Springer Science & Business Media, 2012.

KANG, Yukun et al. Geometric morphometric analysis of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) revealed significant effects of environmental factors on skull variations. *Zoology*, v. 140, n. February, p. 125779, 2020.

KATZ, Paul S. Neural mechanisms underlying the evolvability of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 366, n. 1574, p. 2086–2099, 27 jul. 2011.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ. *Molecular Ecology Resources*, , 2011. Disponível em: <https://morphoj.eu/morphoj_freeware>

KLINGENBERG, Christian Peter. CHAPTER 11 - Developmental Constraints, Modules, and Evolvability. In: HALLGRÍMSSON, Benedikt; HALL, Brian K. (Orgs.). *Variation*. Burlington: Academic Press, 2005. p. 219–247.

KLINGENBERG, Christian Peter. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, v. 226, n. 3, p. 113–137, jun. 2016.

LE MAÎTRE, Anne et al. Evolution of the Mammalian Ear: An Evolvability Hypothesis. *Evolutionary Biology*, v. 47, n. 3, p. 187–192, 1 set. 2020.

LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo; SILVA, J. M. C. da. Ecologia e conservação da caatinga: uma introdução ao desafio. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Pernambuco: Editora Universitária da UFPE, 2003.

LEE, Un Jin et al. Evolution and maintenance of phenotypic plasticity. *BioSystems*, v. 222, 1 dez. 2022.

LEISLER, Bernd; WINKLER, Hans. Ecomorphology. In: JOHNSTON, Richard F. (Org.). *Current Ornithology*. Boston, MA: Springer US, 1985. p. 155–186.

LEITE, Rafael N. et al. In the Wake of Invasion: Tracing the Historical Biogeography of the South American Cricetid Radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE*, v. 9, n. 6, p. e100687, 25 jun. 2014.

LESSA, Enrique P.; COOK, Joseph A.; PATTON, James L. Genetic footprints of demographic expansion in North America, but not Amazonia, during the Late Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 100, n. 18, p. 10331–10334, 2 set. 2003.

LIBARDI, Gustavo Simões. Variação não-geográfica em *Necromys lasiurus* (Lund, 1840) (Cricetidae: Sigmodontinae) no Brasil. Mestrado em Ecologia Aplicada—Piracicaba: Universidade de São Paulo, 20 mar. 2013.

LINDE-MEDINA, Marta et al. Are more diverse parts of the mammalian skull more labile? *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 8, p. 2318–2324, 1 abr. 2016.

LINDSTEDT, Stan L.; HOPPELER, Hans. Allometry: revealing evolution's engineering principles. *Journal of Experimental Biology*, v. 226, n. 24, p. jeb245766, 15 dez. 2023.

LOVE, Alan C. et al. Evolvability in the fossil record. *Paleobiology*, v. 48, n. 2, p. 186–209, 27 maio 2022.

LYNCH, Michael. The Rate of Morphological Evolution in Mammals from the Standpoint of Neutral Expectation. *The American Naturalist*, v. 136, n. 6, p. 727–741, dez. 1990.

MACHIN-MASTROMATTEO, Juan D.; TARANGO, Javier; ROMO-GONZÁLEZ, José Refugio. 19 - Impact of the COVID-19 pandemic on scientific production. In: BAKER, David; ELLIS, Lucy (Orgs.). *Libraries, Digital Information, and COVID*: Chandos Publishing, 2021. p. 183–198.

MAESTRI, Renan et al. Predictors of intraspecific morphological variability in a tropical hotspot: comparing the influence of random and non-random factors. *Journal of Biogeography*, v. 43, n. 11, p. 2160–2172, 2016a.

MAESTRI, Renan et al. Geographical variation of body size in sigmodontine rodents depends on both environment and phylogenetic composition of communities. *Journal of Biogeography*, v. 43, n. 6, p. 1192–1202, jun. 2016b.

MAESTRI, Renan et al. The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive? *Evolution*, v. 71, n. 3, p. 610–632, mar. 2017.

MAGNUSSON, William et al. Local effects of global climate on a small rodent *Necromys lasiurus*. *Journal of Mammalogy*, v. 102, n. 1, p. 188–194, 17 mar. 2021.

MAHER, Alice E. et al. Body size, shape and ecology in tetrapods. *Nature Communications*, v. 13, n. 1, p. 4340, 27 jul. 2022.

MARCHINI, Marta et al. Impacts of genetic correlation on the independent evolution of body mass and skeletal size in mammals. *BMC Evolutionary Biology*, v. 14, n. 1, 2014.

MARCY, Ariel E. et al. Beyond CREA: Evolutionary patterns of non-allometric shape variation and divergence in a highly allometric clade of murine rodents. *Ecology and Evolution*, v. 14, n. 7, p. e11588, jul. 2024.

MARROIG, Gabriel et al. The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evolutionary Biology*, v. 36, n. 1, p. 136–148, mar. 2009.

MARROIG, Gabriel; CHEVERUD, James. Size as a line of least resistance II: Direct selection on size or correlated response due to constraints. *Evolution*, v. 64, n. 5, p. 1470–1488, maio 2010.

MARTÍNEZ, Juan J. et al. Ecological preference between generalist and specialist rodents: spatial and environmental correlates of phenotypic variation: Ecological Preference in Coexisting Rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 112, n. 1, p. 180–203, maio 2014.

MARTÍNEZ, Juan J. et al. Contemporary Body Size Variation of Neotropical Rodents: Environmental and Genetic Effects. *Evolutionary Biology*, v. 51, n. 1, p. 166–178, 1 mar. 2024.

MARTÍNEZ PADILLA, J. et al. Evolvability meets biogeography: Evolutionary potential decreases at high and low environmental favourability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 284, n. 1856, 14 jun. 2017.

MASEL, Joanna; TROTTER, Meredith V. Robustness and Evolvability. *Trends in Genetics*, v. 26, n. 9, p. 406–414, set. 2010.

MATHER, Kenneth. Polygenic inheritance and natural selection. *Biological Reviews*, v. 18, n. 1, p. 32–64, 1943.

MAYR, Ernst. Animal species and evolution. In: *Animal species and evolution*: Harvard University Press, 2013.

MCLEAN, Bryan S. et al. Trait-specific processes of convergence and conservatism shape ecomorphological evolution in ground-dwelling squirrels. *Evolution*, v. 72, n. 3, p. 473–489, 1 mar. 2018.

MCNAB, Brian K. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. *Oecologia*, v. 164, n. 1, p. 13–23, set. 2010.

MILLER, Mark P. et al. Isolation by distance versus landscape resistance: Understanding dominant patterns of genetic structure in Northern Spotted Owls (*Strix occidentalis caurina*). *PLOS ONE*, v. 13, n. 8, p. e0201720, 2 ago. 2018.

MINELLI, Alessandro. Biodiversity, disparity and evolvability. From assessing to conserving biodiversity: Conceptual and practical challenges, p. 233–246, 2019.

MINER, Benjamin G. et al. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 20, n. 12, p. 685–692, dez. 2005.

MIRTH, Christen K.; ANTHONY FRANKINO, W.; SHINGLETON, Alexander W. Allometry and size control: what can studies of body size regulation teach us about the evolution of morphological scaling relationships? *Current Opinion in Insect Science*, v. 13, p. 93–98, fev. 2016.

MISSAGIA, Rafaela Velloso; PERINI, Fernando Araujo. Skull morphology of the Brazilian shrew mouse *Blarinomys breviceps* (Akodontini; Sigmodontinae), with comparative notes on Akodontini rodents. *Zoologischer Anzeiger*, v. 277, p. 148–161, 2018.

MONTEIRO, Leandro R.; DUARTE, Luiza C.; REIS, Sérgio F. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, v. 261, n. 1, p. 47–57, set. 2003.

MONTEIRO, Leandro R.; NOGUEIRA, Marcelo R. Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution*, v. 64, n. 3, p. 724–744, mar. 2010.

MONTEVERDE, Martín J.; HODARA, Karina. Movimientos de roedores intra- e inter-ambiente y riesgo de exposición al Hantavirus “Andes” en Patagonia norte, Argentina. *Ecología Austral*, v. 27, n. 2, p. 279–289, ago. 2017.

MOORE, William James. *The mammalian skull*: Cambridge University Press, 1981. v. 8

MUNSHI-SOUTH, Jason. Urban landscape genetics: canopy cover predicts gene flow between white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City. *Molecular Ecology*, v. 21, n. 6, p. 1360–1378, mar. 2012.

MUNSHI-SOUTH, Jason; ZOLNIK, Christine P.; HARRIS, Stephen E. Population genomics of the Anthropocene: urbanization is negatively associated with genome-wide variation in white-footed mouse populations. *Evolutionary Biology*, 20 ago. 2015. Disponível em: <<http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/025007>>. Acesso em: 3 jan. 2026

MURREN, C. J. et al. Constraints on the evolution of phenotypic plasticity: limits and costs of phenotype and plasticity. *Heredity*, v. 115, n. 4, p. 293–301, out. 2015.

NUÑO DE LA ROSA, Laura. Computing the Extended Synthesis: Mapping the Dynamics and Conceptual Structure of the Evolvability Research Front. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 328, n. 5, p. 395–411, 1 jul. 2017.

PAYNE, Joshua L.; WAGNER, Andreas. The causes of evolvability and their evolution. *Nature Reviews Genetics*, v. 20, n. 1, p. 24–38, jan. 2019.

PÉLABON, Christophe et al. Can We Explain Variation in Evolvability on Ecological Timescales? 2023.

PERCEQUILLO, Alexandre R.; HINGST-ZAHER, Erika; BONVICINO, Cibele R. Systematic Review of Genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with Description of Two New Species from Eastern Brazil. *American Museum Novitates*, v. 2008, n. 3622, p. 1, 1 ago. 2008.

PERCINO-DANIEL, Ruth et al. Isolation by environment is more important than isolation by distance along a tropical gradient in direct developing frogs. *Evolutionary Biology*, 5 jun. 2023. Disponível em: <<http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2023.06.01.543162>>. Acesso em: 3 jan. 2026

PIENTA, Kenneth J. et al. Convergent evolution, evolving evolvability, and the origins of lethal cancer. *Molecular Cancer Research*, v. 18, n. 6, p. 801–810, 1 jun. 2020.

PIGLIUCCI, Massimo. Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, v. 9, n. 1, p. 75–82, 2008a.

PIGLIUCCI, Massimo. Is evolvability evolvable? *Nature Reviews Genetics*, v. 9, n. 1, p. 75–82, jan. 2008b.

PIRES, Alexandra Dos Santos et al. Use of space by *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a grassland among Atlantic Forest fragments. *Mammalian Biology*, v. 75, n. 3, p. 270–276, maio 2010.

POLLY, P. David et al. History matters: ecometrics and integrative climate change biology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 278, n. 1709, p. 1131–1140, 22 abr. 2011.

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

PRADO, Darién E. As caatingas da América do Sul. *Ecologia e conservação da Caatinga*, v. 2, n. 1, p. 3–74, 2003.

PRADO, Joyce Rodrigues Do; PERCEQUILLO, Alexandre Reis. Geographic distribution of the genera of the Tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia*, v. 44, n. 1, p. 1, 2 mar. 2013.

QUIROGA-CARMONA, Marcial; TETA, Pablo; D'ELÍA, Guillermo. The skull variation of the olive field mouse *Abrothrix olivacea* (Cricetidae: Abrotrichini) is localized and correlated to the ecogeographic features of its geographic distribution. *PeerJ*, v. 11, p. e15200, 14 abr. 2023.

RADMAN, Miroslav; MATIC, Ivan; TADDEI, Francois. Evolution of Evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 870, n. 1 MOLECULAR STR, p. 146–155, maio 1999.

RENAUD, Sabrina et al. Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1563, p. 609–617, 22 mar. 2005.

RENAUD, Sabrina; BENAMMI, Mouloud; JAEGER, Jean-Jacques. Morphological Evolution of the Murine Rodent *Paraethomys* in Response to Climatic Variations (Mio-Pleistocene of North Africa). *Paleobiology*, v. 25, n. 3, p. 369–382, 1999.

RENAUD, Sabrina; MICHAUX, Johan R. Mandibles and molars of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*: integrated latitudinal pattern and mosaic insular evolution. *Journal of Biogeography*, v. 34, n. 2, p. 339–355, fev. 2007.

RENAUD, Sabrina; MILLIEN, Virginie. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago:

the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 74, n. 4, p. 557–569, dez. 2001.

RENAUD, Sabrina; PANTALACCI, Sophie; AUFFRAY, Jean-Christophe. Differential Evolvability Along Lines of Least Resistance of Upper and Lower Molars in Island House Mice. *PLoS ONE*, v. 6, n. 5, p. e18951, 11 maio 2011.

RODAL, MNJ; BARBOSA, MRV; THOMAS, WW. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology*, v. 68, n. 3, p. 467–475, 2008.

ROHLF, F. *Tpsdig2.*, 2010.

SALAZAR-CIUDAD, I. On the origins of morphological variation, canalization, robustness, and evolvability. *Integrative and Comparative Biology*, v. 47, n. 3, p. 390–400, 27 jun. 2007.

SCHIAFFINI, Mauro I.; PREVOSTI, Francisco J. Trophic Segregation of Small Carnivorans (Carnivora: Mustelidae and Mephitidae) from the Southern Cone of South America. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 21, n. 4, p. 407–416, dez. 2014.

SCHLUTER, Dolph. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance *Evolution*. [S.l.: S.n.]. Disponível em: <<https://academic.oup.com/evolut/article/50/5/1766/6870768>>.

SCHLUTER, Dolph. *The ecology of adaptive radiation*: OUP Oxford, 2000.

SCHULTE-HOSTEDDE, Albrecht I.; WOLFF, J.; SHERMAN, P. Sexual size dimorphism in rodents. *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective*, v. 115, n. 128, p. 5, 2007.

SEXTON, Jason P.; HANGARTNER, Sandra B.; HOFFMANN, Ary A. Genetic isolation by environment or distance: which pattern of gene flow is most common? *Evolution*, v. 68, n. 1, p. 1–15, jan. 2014.

SKULACHEV, Maxim; SEVERIN, Fedor; SKULACHEV, Vladimir. Aging as an Evolvability-Increasing Program Which can be Switched Off by Organism to Mobilize Additional Resources for Survival. *Current Aging Science*, v. 8, n. 1, p. 95–109, 5 jun. 2015.

SMITH, Felisa A.; LYONS, S. Kathleen. On Being the Right Size: The Importance of Size in Life History, Ecology, and Evolution. In: Animal Body size. Felisa A Smith, S Kathleen Lyons ed: University of Chicago Press, 2013.

SNIEGOWSKI, Paul D.; MURPHY, Helen A. Evolvability. R831, 2006.

SOBRAL, Gisela; DE OLIVEIRA, João Alves. Life history variation of the Hairy-tailed Akodont (*Necomys lasiurus*, Rodentia, Sigmodontinae) in the Caatinga biome of northeastern Brazil. Journal of Mammalogy, v. 104, n. 6, p. 1421–1433, 5 dez. 2023.

SPANGENBERG, Joachim H. Biodiversity pressure and the driving forces behind. Ecological Economics, v. 61, n. 1, p. 146–158, fev. 2007.

STATSOFT.COM. Statistica. , 2016.

STERELNY, Kim. WHAT IS EVOLVABILITY? In: Philosophy of Biology: Elsevier, 2007. p. 163–178.

THOMSON, John Arthur. Scientific riddles. New York, NY: Liveright Inc. ed. [S.l.: S.n.].

THORPE, Roger S. The use of DNA divergence to help determine the correlates of evolution of morphological characters. Evolution, v. 50, n. 2, p. 524–531, 1996.

TIAN, Tianhai et al. The origins of cancer robustness and evolvability. Integrative Biology, v. 3, n. 1, p. 17–30, jan. 2011.

UYEDA, Josef C.; MCGLOTHLIN, Joel W. The predictive power of genetic variation. Science, v. 384, n. 6696, p. 622–623, 10 maio 2024.

VIACAVA, Pietro et al. Skull shape of a widely distributed, endangered marsupial reveals little evidence of local adaptation between fragmented populations. Ecology and Evolution, v. 10, n. 18, p. 9707–9720, set. 2020.

VILLARREAL, Ariatna et al. Movement and habitat use of three high Andean rodent species (Cricetidae: Sigmodontinae) in Andean páramos of Ecuador. Neotropical Biodiversity, v. 8, n. 1, p. 343–358, 31 dez. 2022.

VILLEGAS, Cristina et al. Conceptual roles of evolvability across evolutionary biology: Between diversity and unification. 2021.

VISSER, Marcel E. et al. Effects of Spring Temperatures on the Strength of Selection on Timing of Reproduction in a Long-Distance Migratory Bird. *PLoS Biology*, v. 13, n. 4, 7 abr. 2015.

WAGNER, Andreas. Robustness and evolvability: a paradox resolved. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 275, n. 1630, p. 91–100, 7 jan. 2008.

WAGNER, Andreas. Adaptive evolvability through direct selection instead of indirect, second-order selection. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 338, n. 7, p. 395–404, 1 nov. 2022.

WAGNER Gunter, P.; ALTENBERG, L. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, v. 50, n. 3, 1996.

WANG, Ian J.; BRADBURD, Gideon S. Isolation by environment. *Molecular Ecology*, v. 23, n. 23, p. 5649–5662, dez. 2014.

WEBER, Jesse N. et al. Partitioning the effects of isolation by distance, environment, and physical barriers on genomic divergence between parapatric threespine stickleback. *Evolution*, v. 71, n. 2, p. 342–356, fev. 2017.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 249–278, 1989.

WHEELWRIGHT, Nathaniel T.; KELLER, Lukas F.; POSTMA, Erik. The effect of trait type and strength of selection on heritability and evolvability in an island bird population. *Evolution*, v. 68, n. 11, p. 3325–3336, 1 nov. 2014.

YOM-TOV, Yoram; GEFFEN, Eli. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, v. 148, n. 2, p. 213–218, jun. 2006.

YOM-TOV, Yoram; GEFFEN, Eli. Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews*, v. 86, n. 2, p. 531–541, maio 2011.

ZELDITCH, Miriam Leah; SWIDERSKI, Donald L. The Predictable Complexity of Evolutionary Allometry. *Evolutionary Biology*, v. 50, n. 1, p. 56–77, 1 mar. 2023a.

ZELDITCH, Miriam Leah; SWIDERSKI, Donald L. Effects of Procrustes Superimposition and Semilandmark Sliding on Modularity and Integration: An Investigation Using Simulations of Biological Data. *Evolutionary Biology*, v. 50, n. 2, p. 147–169, jun. 2023b.

ZUUR, Alain F.; IENO, Elena N.; ELPHICK, Chris S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 1, n. 1, p. 3–14, 2010.