

LEILA MARIA PESSÔA

Diferenciação craniana infraespecífica em *Proechimys*
iheringi Thomas e *Proechimys dimidiatus* (Guenther)
(Mammalia: Rodentia: Echimyidae)

Dissertação apresentada à
Coordenação de Pós-Graduação em
Zoologia do Museu Nacional, UFRJ,
para a obtenção do título de Mestre
em Ciências Biológicas (Zoologia)

Comissão examinadora:

Dr. Ulisses Caramaschi

Presidente da Banca

Dr. Adriano L. Peracchi

Dr. Eugenio Izecksohn

Rio de Janeiro, 22 de dezembro de 1989

PESSÔA, LEILA MARIA

Diferenciação craniana infraespecífica em *Proechimys iheringi* Thomas e *Proechimys dimidiatus* (Guenther) (Mammalia: Rodentia: Echimyidae).

Teses: Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia).

1989. V, 106 p.

- | | |
|---|-----------------------------|
| 1. Mamíferos | 2. Rodentia |
| 3. Sistemática | 4. Morfometria multivariada |
| 1. Universidade Federal do Rio de Janeiro | |

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao corpo docente do Museu Nacional, à Profa. Anna Timotheo da Costa, ex-coordenadora do Curso de Pós-Graduação e a Profa. Janira Martins Costa, atual coordenadora, pelo interesse demonstrado. Agradeço ao Dr. Augusto S. Abe (UNESP-Rio Claro) pela leitura e sugestões que muito contribuíram para a melhora do manuscrito. A Profa. Cleide Mendonça (MN) pela amizade e pelo apoio em todas as fases deste trabalho. Ao Dr. Ulisses Caramaschi, chefe do Departamento de Vertebrados (MN), pela oportunidade de examinar a coleção de mamíferos. A Marcos Lemos, bibliotecário do Museu Nacional pela atenção na aquisição de literatura. Ao Prof. Sérgio F. dos Reis pela orientação durante o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço às Professoras Magda Regina da Silva Padilha, Déia Maria Ferreira dos Santos e Priscila Grohmann (UFRJ) pela amizade e interesse em meu desenvolvimento acadêmico e profissional. Agradeço ao Prof. Mário Jorge I. Brum, ex-chefe do Departamento de Zoologia, e ao Prof. José Negreiros, atual chefe do Departamento de Zoologia (UFRJ), pelo interesse demonstrado. Ao Prof. Jorge Luiz Nessimian pelo interesse na minha formação acadêmica. Aos demais colegas do Departamento de Zoologia da UFRJ pela amizade e por auxiliarem de diversas maneiras durante a realização deste estudo. Agradeço ao Prof. Julio Cesar Garavello (UFSCar) e Mieko K. dos Reis pela leitura e críticas ao manuscrito. Agradeço a Marcos Fernando Pessoa pelas ilustrações e desenhos e a João

Alves de Oliveira pelas fotografias. Ao CNPq pela concessão de bolsa de Mestrado. Este trabalho contou com apoio financeiro do CNPq (402265/87.4.20), FAPESP (88/2237-4 e 89/0772-2) e FAP (025/89).

ÍNDICE

I.	INTRODUÇÃO -----	1
II.	MATERIAL E MÉTODOS -----	12
III.	RESULTADOS -----	27
IV.	DISCUSSÃO -----	80
V.	CONCLUSÕES -----	97
VI.	RESUMO -----	99
VII.	ABSTRACT -----	100
VIII.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS -----	101

I. INTRODUÇÃO

A sub-ordem Hystricognatha engloba um grupo de roedores bastante diversificado, incluindo entre outros, cotias, pacas, capivaras, ouriços, ratos-de-espinho e chinchilas (Anderson e Jones, 1967). Na região neotropical esta sub-ordem está representada por 13 famílias, 51 gêneros e 123 espécies (Herskovitz, 1972) das quais mais da metade (66) ocorrem no Brasil (Alho, 1981).

A família Echimyidae é a mais diversificada das seis famílias de Hystricognatha de ocorrência no Brasil, somando 44 espécies, com distribuição desde a Nicarágua até o Paraguai e leste do Brasil (Herskovitz, 1972). Os equimídeos habitam florestas ou áreas abertas, geralmente próximas a córregos, são crepusculares ou noturnos (Anderson & Jones, 1967) e, a julgar pela sua dentição, são primariamente herbívoros (Herskovitz, 1972).

Os ratos-de-espinho do gênero *Proechimys* formam um dos grupos mais diversificados dentro daquela família, com o número de espécies variando de nove (Moojen, 1948) a 10 ou mais (Herskovitz, 1948). Este gênero foi subdividido por Thomas (1921) em dois subgêneros, com base no número de dobras presentes nos dentes molariformes. O subgênero *Proechimys* apresenta quatro dobras ao passo que o subgênero *Trinomys* possui apenas três. Todavia, esta distinção não possui valor como caráter subgenérico, uma vez que o número de dobras não é constante nas espécies dos subgêneros e por

existir variação subespecífica neste caráter (Moojen, 1948). Entretanto, Moojen (1948) observou que no subgênero *Trinomys*, a dobra principal atravessa completamente a superfície de oclusão de cada dente molariforme e no subgênero *Proechimys* esta dobra estende-se somente até o meio da superfície de oclusão, não existindo qualquer espécimen intermediário quanto a este caráter. Desta forma, o caráter que define os dois subgêneros é o comprimento da dobra dos dentes molariformes, e não o número de dobras presente nos dentes molares como postulado por Thomas (1921).

Segundo Moojen (1948), a diferenciação no gênero *Proechimys* deveu-se à alterações climáticas na área continental. Um grupo primitivo de *Proechimys* distribuía-se em todo planalto central do Brasil no Pleistoceno, quando as condições climáticas permitiam a existência de grandes florestas. Todavia, a mudança do clima de úmido para as condições mais secas no presente, possivelmente causou a divergência a nível subgenérico. As espécies do leste do Brasil ficaram completamente isoladas do grupo principal, evoluindo para o subgênero *Trinomys*. Os subgêneros *Proechimys* e *Trinomys* estão separados por uma importante barreira geográfica, que começa no litoral nordeste do Brasil (Ceará) e estende-se para o sul e sudeste, acompanhando o rio São Francisco cerca de 20° sul, não havendo ocorrência de *Proechimys* nesta área. Assim, o subgênero *Trinomys* ocorre no leste do Brasil e o subgênero

Proechimys possui distribuição em ampla área, começando a 21^o sul no Paraguai e Brasil e estendendo-se para o norte, incluindo centro e parte do nordeste do Brasil e a América Central (Figura 1).

O gênero *Proechimys* é um dos grupos mais diversificados entre os mamíferos neotropicais e também um dos mais pobremente compreendidos em termos taxonômicos. Esta situação deve-se, em parte, ao alto grau de variabilidade existente neste grupo que ficou bem refletida na citação de Thomas (1928): "The bewildering instability of the characters of these spiny rats makes it at present impossible to sort them according to locality into separate species, or local races... I confess myself defeated in any attempt at present to distinguish the local races".

Thomas (1928) utilizou caracteres cranianos qualitativos, particularmente o desenvolvimento de cristas no crânio, configuração do forâmen incisivo e tamanho e forma do processo hamular do pterigoide, para distinguir as formas por ele registradas. Todavia, Ellerman (1940) considerou a maior parte dos caracteres empregados por Thomas como sendo resultado de variação etária e individual e distinguiu apenas 12 das 50 espécies descritas até então. Posteriormente, Hershkovitz (1948) baseando-se principalmente no número de dobras no esmalte dos dentes molariformes, alocou as espécies previamente descritas no subgênero *Proechimys* à seis espécies apenas (*P. canicollis* (Allen), *P. iheringi* Thomas, *P. dimidiatus* (Guenther), *P. hendeei* Thomas, *P. guyannensis* (E. Geoffroy) e *P. ignotus*

Figura 1.- Área de distribuição dos subgêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Modificado de Moojen (1948)

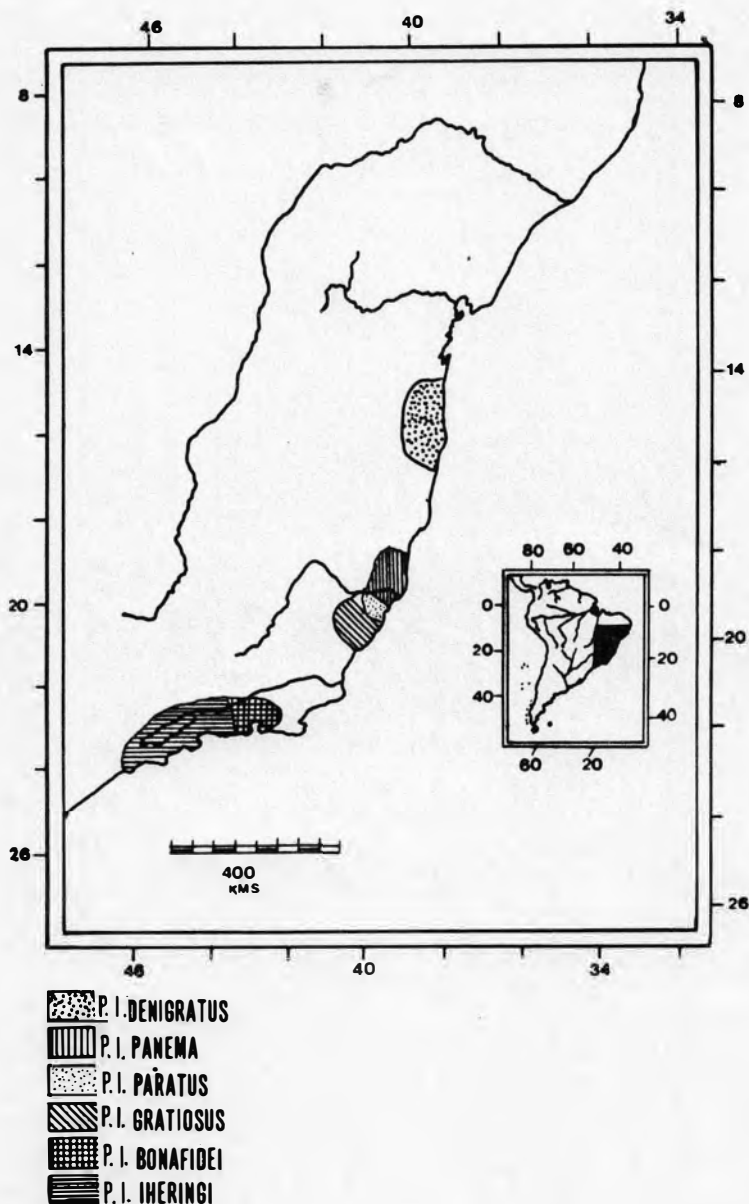


Kellogg) e descreveu uma sétima espécie, *P. quadruplicatus* Hershkovitz.

Em seu estudo sobre o gênero *Proechimys*, Moojen (1948) empregou uma combinação de caracteres qualitativos da pelagem e dos dentes para caracterizar quatro espécies no subgênero *Proechimys* (*P. goeldi* Thomas, *P. guyannensis*, *P. longicaudatus* (Rengger) e *P. semispinosus* (Tomes)) e expandiu o subgênero *Trinomys* para incluir *P. iheringi* e *P. dimidiatus*, além de *P. albispinus* (Is. Geoffroy) e *P. setosus* (Desmarest). Em seu trabalho Moojen reconheceu quatro espécies e 19 subespécies no subgênero *Proechimys* e quatro espécies e 10 subespécies no subgênero *Trinomys*. As quatro espécies do subgênero *Trinomys* são: *P. setosus* com duas subespécies ocorrendo na Bahia e Minas Gerais, *P. albispinus*, também com duas subespécies distribuídas na Bahia, *P. iheringi* com a maior área de distribuição em *Trinomys*, com seis subespécies que ocorrem desde a Bahia até São Paulo (Figura 2) e *P. dimidiatus*, espécie monotípica, com distribuição no Rio de Janeiro.

Moojen (1948) definiu as seis subespécies de *P. iheringi* com base na redução clinal no número de dobras na coroa dos dentes molariformes no sentido norte-sul. Além de descrever as seis subespécies de *P. iheringi* Moojen (1948) sugeriu ainda que: "the most striking differences correspond to larger geographical distances". Por outro lado, ao analisar populações de *P. dimidiatus* de várias localidades no estado do Rio de Janeiro, Moojen (1948) concluiu que:

Figura 2.- Área de distribuição das subespécies de *Proechimys iheringi*. *P. i. denigratus*, *P. i. panema*, *P. i. paratus*, *P. i. gratiosus*, *P. i. bonafidei* e *P. i. iheringi*. Modificado de Moojen (1948)



"Samples studied of *P. dimidiatus* are notably uniform throughout the geographic range of the species. The few biotypes detected seemed unworthy of subspecific rank".

Não somente os caracteres do crânio e da pelagem têm sido empregados no estudo da sistemática do gênero *Proechimys*. A utilização do báculo foi introduzida na sistemática de *Proechimys* por Didier (1962), que demonstrou que os exemplares identificados como *P. guyannensis* estavam representados por quatro tipos de báculo, ao passo que *P. brevicauda* (Guenther), *P. trinitatus* (Allen and Chapman) e *P. oris* Thomas possuíam essencialmente o mesmo tipo de báculo. A variação na forma do báculo foi posteriormente analisada por Martin (1970), que com base neste caráter, registrou quatro espécies de *Proechimys*: *P. guyannensis*, *P. canicollis*, *P. quadruplicatus* e *P. steerei* Goldman, e concluiu que o status específico de várias formas, particularmente *P. guyannensis* e *P. longicaudatus* permanecia não resolvido.

O estudo de variação cromossômica na sistemática do gênero *Proechimys* foi introduzido por Patton e Gardner (1972), que reconheceram cinco formas cromossômicas. Estes autores observaram que os caracteres morfológicos cranianos e detalhes do padrão da coloração eram congruentes com os cinco tipos cariológicos. Assim, os espécimens que ainda não haviam sido investigados cariologicamente puderam ser identificados com base nos caracteres cranianos e de pelagem apenas. Baseados neste conjunto de dados Patton e Gardner (1972) definiram cinco espécies de *Proechimys*: *P.*

brevicauda, *P. longicaudatus*, *P. semispinosus* (Tomes), *P. hendeei* e *P. guyannensis*.

O trabalho de Patton e Gardner (1972) foi de importância fundamental no estudo da sistemática do subgênero *Proechimys*, uma vez que demonstrou existir congruência entre os diferentes níveis de variação morfológica viz. craniana, cromossômica, corporal e na coloração, e que esta congruência pode ser útil na identificação de unidades específicas em *Proechimys*.

Recentemente, Patton (1986) definiu nove grupos de espécies no subgênero *Proechimys* baseando-se em caracteres qualitativos do crânio, incluindo a estrutura dos incisivos e a do forâmen mesopterigoide, o desenvolvimento das têmporas e do canal infraorbital e o padrão dos molares e do báculo. É interessante notar que este trabalho, somado ao de Patton e Gardner (1972), mostrou que através da análise de caracteres morfológicos cranianos, corporais, cromossômicos e coloração de pelagem, a variação em *Proechimys* pode ser compreendida ao nível de espécies ou grupos de espécies, mostrando que a variação em *Proechimys* não é tão instável, como sugerido pelos estudos de Thomas (1928) e Hershkovitz (1948).

Em resumo, os trabalhos acima mencionados demonstraram que caracteres qualitativos têm sido úteis para a compreensão da variação e sistemática ao nível de espécie e grupos de espécies em *Proechimys*. Assim, todas as análises que forneceram as bases para a compreensão dos padrões de

variação em *Proechimys* têm sido feitas empregando caracteres qualitativos.

Apenas recentemente têm-se analisado a variação morfológica no gênero *Proechimys* em termos quantitativos. Desta forma, Straney (1978) encontrou um elevado componente de variação intrapopulacional devido à idade, demonstrando que existe um alto grau de variabilidade em caracteres cranianos em adultos de *P. guyannensis*. Em estudos recentes, Patton e Rogers (1983) analisaram em detalhe a variação não-geográfica (intrapopulacional) em *P. brevicauda*, com base em caracteres quantitativos do crânio entre indivíduos adultos, e concluíram que "A substantial age component in most mensural characters of *Proechimys* even among individuals clearly adult by growth or reproductive criteria, makes many of the characters standardly employed in systematic analysis of small mammals of questionable value in this genus". Assim, a presença de um alto componente de variação devido à idade torna, em princípio, difícil a análise de variação geográfica a nível quantitativo, pois o componente de variação intrapopulacional (etário) poderia obscurecer a variação interpopulacional (geográfica).

Patton (1986) em seu recente trabalho sobre a sistemática de *Proechimys* considera novamente o problema do alto grau de variação morfológica intrapopulacional e conclui que "The usual morphometric approach to specific and infraspecific taxonomy of small mammals has met with little success in studies of *Proechimys*. In part, this is due to the large age-related component of character variation

within localities that obscures any geographic patterns and species differences".

Os trabalhos acima citados indicam que, em princípio, a existência de um elevado componente de variação intrapopulacional devido a idade (Straney, 1978; Patton e Rogers, 1983; Patton, 1986) faz com que o tratamento quantitativo a nível infraespecífico não tenha a perspectiva de bons resultados em *Proechimys* (Patton e Rogers, 1983; Patton, 1986). Este fato tem, aparentemente, contribuído para que o estudo da variação infraespecífica neste gênero permaneça virtualmente inexistente. Isto é lamentável pois a análise quantitativa de caracteres cranianos tem fornecido excelentes resultados no estudo de variação infraespecífica em pequenos mamíferos (e. g. Macedo e Mares, 1987; Patterson e Heaney, 1987; Schmidly et al., 1988; Smith e Patton, 1988; van Zyll De Yong e Kirkland, 1989).

Muito pouco se sabe sobre os padrões de variabilidade infraespecífica nos subgêneros *Proechimys* e *Trinomys*, sendo que o trabalho clássico de J. Moojen de (1948) continua sendo o único estudo de variação infraespecífica. O objetivo deste estudo foi investigar a existência de variação infraespecífica em caracteres morfométricos do crânio no subgênero *Trinomys* enfocando as espécies *Proechimys (Trinomys) iheringi* Thomas e *Proechimys (Trinomys) dimitiatus* (Guenther). Especificamente, os objetivos deste estudo foram:

- 1) Testar a utilidade dos métodos da morfometria

multivariada, comumente utilizados em estudos de sistemática de pequenos mamíferos, quando aplicados ao estudo de variação craniana infraespecífica em *Trinomys*.

2) Analisar, na medida do possível, o dimorfismo sexual e o componente etário de variação neste grupo, para determinar se são acentuados o bastante para confundir o estudo de variação geográfica.

3) Verificar se a variação clinal observada por Moojen (1948) na dentição e pelagem de *P. iheringi* pode ser detectada em caracteres morfométricos do crânio.

4) Verificar estatisticamente se a diferenciação morfométrica craniana em *P. iheringi* está correlacionada com a distância geográfica como sugerido, em bases qualitativas, por Moojen (1948) para a pelagem e a dentição.

5) Discutir a validade do critério aplicado por Moojen (1948) no reconhecimento de unidades infraespecíficas formais (subespécies) em *P. iheringi*.

6) Verificar se as populações de *P. dimidiatus*, de várias localidades do Rio de Janeiro são morfologicamente uniformes como sugerido por Moojen (1948), ou se existe variação craniana entre estas populações.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados, neste estudo, 54 espécimes de *Proechimys iheringi* e 215 de *P. dimidiatus*, totalizando 269 indivíduos depositados na coleção do Museu Nacional (RJ). Estes indivíduos foram classificados em diferentes categorias etárias definidas segundo estudo de variação intrapopulacional em *P. brevicauda* (Patton e Rogers, 1983). As 10 diferentes categorias etárias definidas para *P. brevicauda*, foram baseadas na sequência de erupção dos dentes molares e nível de desgaste da superfície de oclusão (Figura 3). Das 10 classes etárias estabelecidas, somente os indivíduos incluídos nas classes de idade de oito a 10 foram considerados adultos por Patton e Rogers (1983), por apresentarem todos os dentes irrompidos e com algum grau de desgaste, além de estarem reprodutivamente ativos (Patton e Rogers, 1983).

As classes de idade definidas por Patton e Rogers (1983) para *P. brevicauda* serviram de base para a classificação etária dos indivíduos de *P. iheringi* e *P. dimidiatus*, uma vez que o padrão de erupção e nível de desgaste dos dentes em *P. brevicauda* foram semelhantes àqueles encontrados em *P. iheringi* e *P. dimidiatus* em nosso estudo. Para que pudéssemos controlar, em parte, a fonte de variação devida à idade, somente aqueles indivíduos incluídos nas classes etárias oito a 10 foram utilizados na análise de variação geográfica em *P. iheringi* e *P.*

dimidiatus. Desta forma, do total de espécimes examinados, 40 indivíduos de *P. iheringi* foram utilizados na análise de variação geográfica: 16 de Jequié ($13^{\circ}51'S$ $40^{\circ}05'W$) na Bahia, 16 de Santa Tereza ($19^{\circ}55'S$ $40^{\circ}36'W$) no Espírito Santo e oito de Teresópolis ($22^{\circ}26'S$ $42^{\circ}36'W$) no Rio de Janeiro (Figura 4). Os 14 indivíduos restantes foram classificados em categorias etárias abaixo da classe oito não sendo considerados adultos e, portanto, excluídos da análise. Dos 215 indivíduos de *P. dimidiatus* do Rio de Janeiro, foram analisados 78 indivíduos pertencentes às classes oito a 10: 18 de Teresópolis ($22^{\circ}26'S$ $42^{\circ}59'W$), 24 da Tijuca ($22^{\circ}56'S$ $43^{\circ}17'W$), 10 da Ilha Grande ($23^{\circ}09'S$ $44^{\circ}14'W$) e 26 de Parati ($23^{\circ}11'S$ $44^{\circ}45'W$) (Figura 5). Os demais indivíduos de *P. dimidiatus* foram classificados em categorias etárias inferiores a classe oito, sendo portanto excluídos da análise de variação geográfica.

Para a análise de variação intrapopulacional e geográfica em *P. iheringi* e *P. dimidiatus* treze medidas cranianas definidas em Patton e Rogers (1983) foram tomadas com um paquímetro eletrônico MAXCAL com graduação para 0,01mm. Os caracteres medidos foram: comprimento da série molar (SM), comprimento da bula timpânica (BT), largura do zigomático (LZ), comprimento do nasal (CN), constrição interorbital (CI), largura do rosto (LR), comprimento do diástema (CD), altura do rosto (AR), comprimento do crânio (CC), comprimento basal (CB), largura do maxilar (LM), comprimento pós-palatal (PP) e comprimento da mandíbula (CM) (Figura 6).

Figura 3.- Padrão de erupção e desgaste dentário
ilustrando a sequência para 10
categorias etárias de *Proechimys*
brevicauda. Modificado de Patton e
Rogers (1983)

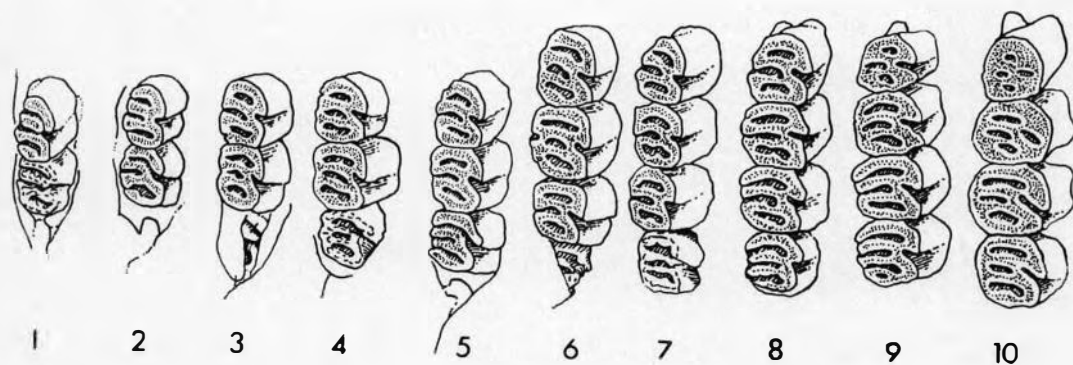


Figura 4.- Localidades de *Proechimys iheringi* examinadas neste estudo

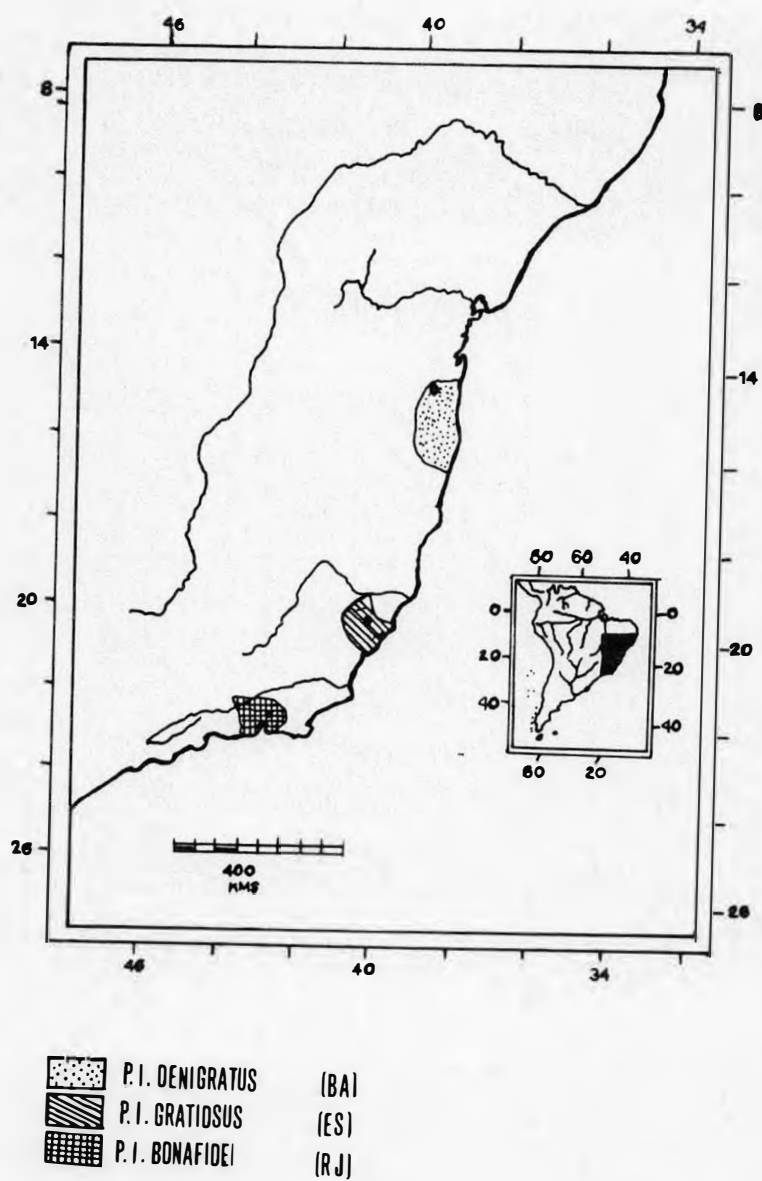


Figura 5.- Localidades de *Proechimys dimidiatus*
examinadas neste estudo

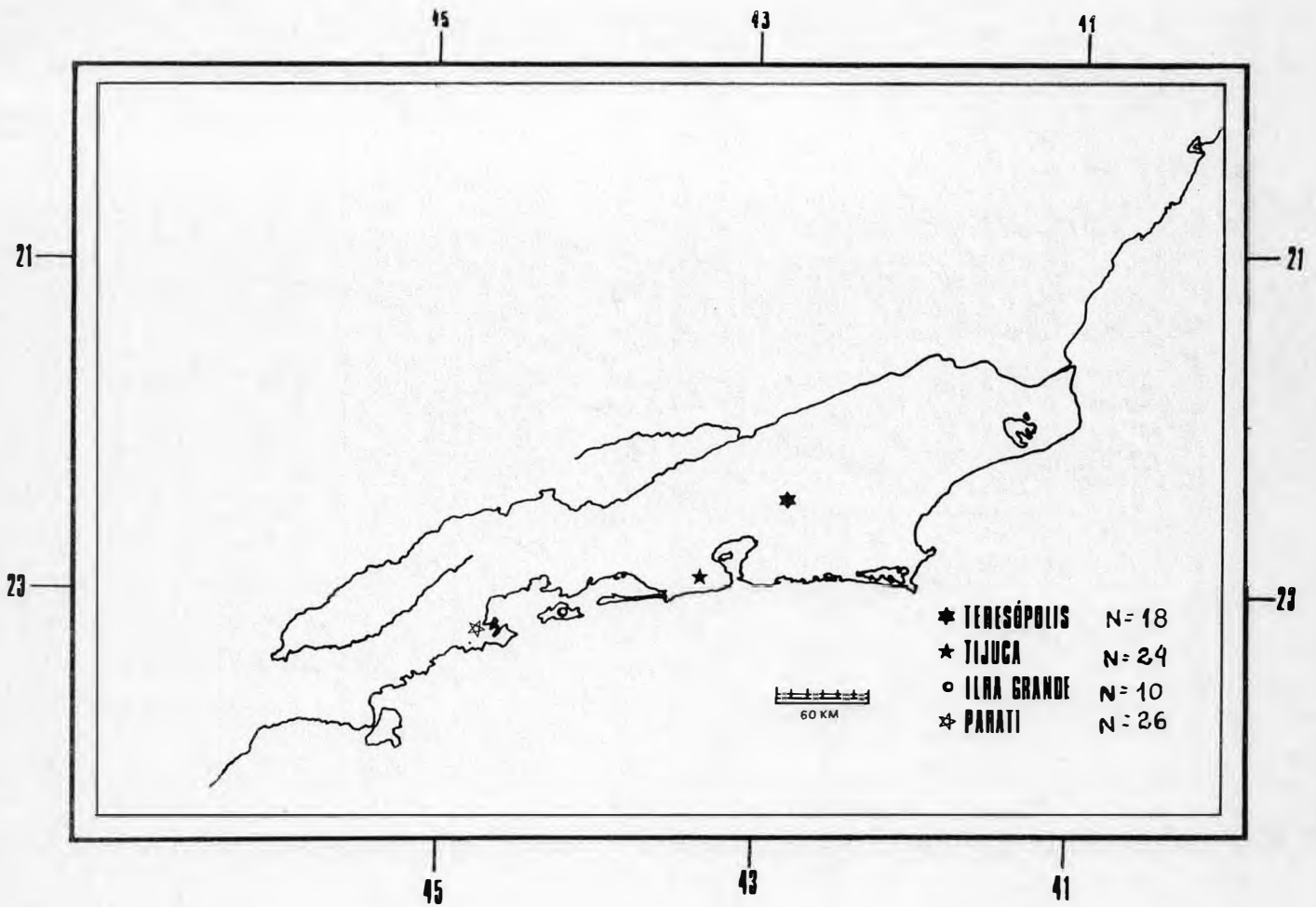
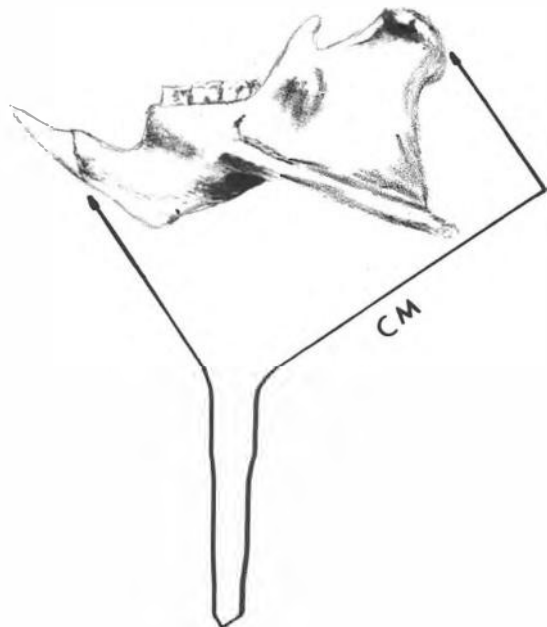
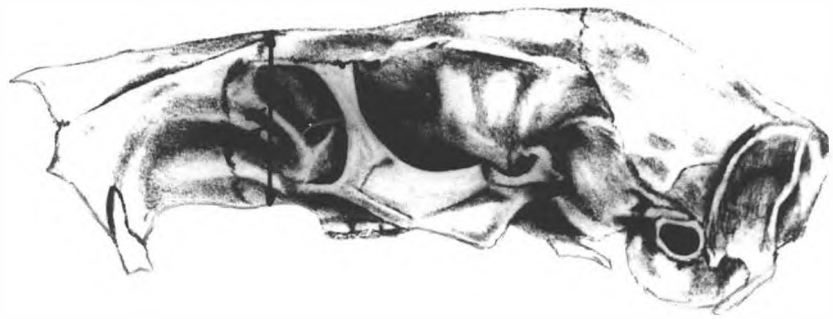
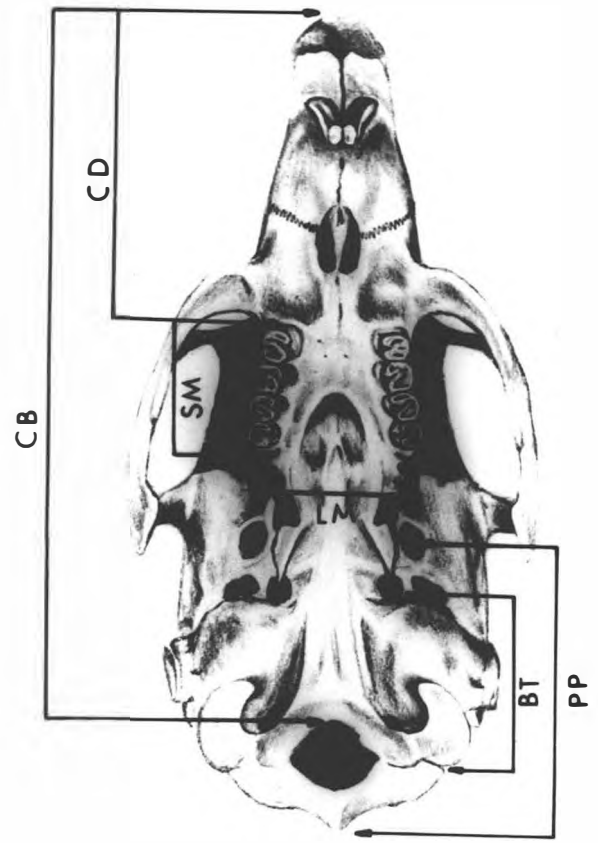
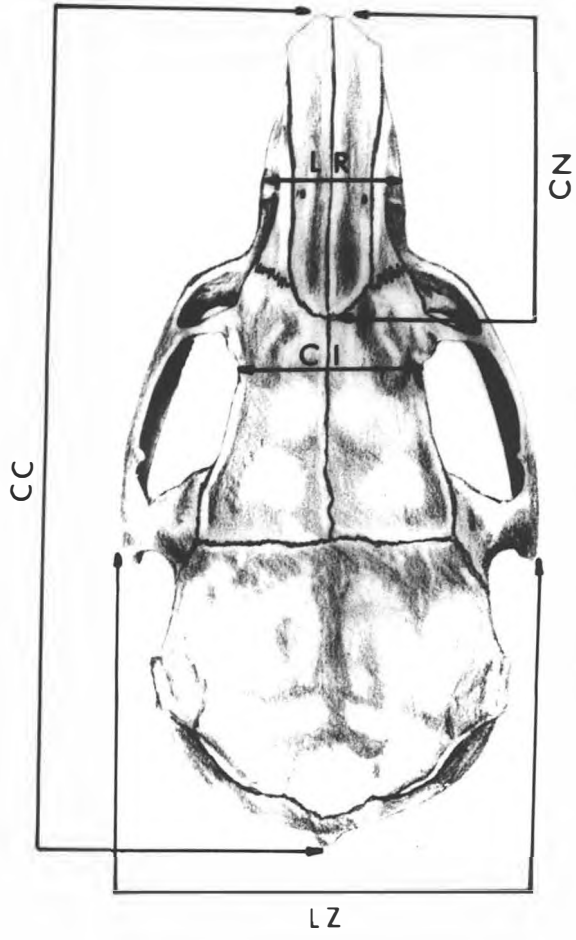


Figura 6.- Treze medidas cranianas tomadas do crânio de indivíduos adultos de *Proechimys iheringi* e *Proechimys dimidiatus*. Comprimento da série molar (SM), comprimento da bula timpânica (BT), largura do zigomático (LZ), comprimento do nasal (CN), constrição interorbital (CI), largura do rosto (LR), comprimento do diástema (CD), altura do rosto (AR), comprimento do crânio (CC), comprimento basal (CB), largura do maxilar (LM), comprimento pós-palatal (PP) e comprimento da mandíbula (CM)



As análises estatísticas apresentadas neste estudo foram efetuadas utilizando os diferentes módulos do programa THE SYSTEM FOR STATISTICS (SYSTAT), versão 2.0 (Wilkinson, 1986) e o programa NUMERICAL TAXONOMY AND MULTIVARIATE ANALYSIS SYSTEM (NTSYS-pc) versão 1.40 (Rohlf, 1988).

Análise univariada

A estatística descritiva, incluindo média e desvio padrão, foi calculada para todos os caracteres nas diferentes populações, com o módulo STATISTICS.

A análise de variância univariada foi empregada para testar se existe diferença significativa para cada caráter entre as diferentes localidades de *P. iheringi* e *P. dimidiatus*. Neste estudo as localidades foram consideradas como um efeito aleatório, implicando na utilização do modelo II da análise de variância (Sokal e Rohlf, 1981). Este modelo pode ser escrito como:

$$Y_{ij} = M + A_i + E_{ij};$$

onde: $i \equiv 1, \dots, a$ representa o efeito a ser testado com a diferentes níveis;

$j = 1, \dots, n$ representa os indivíduos analisados em cada nível do efeito testado;

M representa a grande média da população;

A_i representa o efeito aleatório estudado e que pode causar um desvio no i -ésimo nível relativo à grande média;

E_{ij} representa um desvio aleatório do j -ésimo indivíduo do i -ésimo nível relativo ao seu valor esperado ($M + A_i$).

Neste modelo Y_{ij} assume valores da variável dependente, ao passo que A_i é a variável independente que representa o efeito testado. O modelo II da análise da variância, acima detalhado, foi aplicado neste estudo da seguinte forma: A variável dependente Y foi representada pelos 13 caracteres cranianos medidos e a variável independente A representou o efeito localidade, com três níveis, ou seja, três localidades amostradas para *P. iheringi* e quatro diferentes níveis (quatro localidades) para *P. dimidiatus*. Assim, a análise de variância modelo II avaliou o possível efeito das diferentes localidades, expresso pelo valor F , sobre cada caráter craniano medido nas duas espécies.

Os caracteres que apresentaram diferenças significativas do valor F entre as populações, foram submetidos ao teste a posteriori HSD de Tukey (Sokal e Rohlf, 1981). Este teste compara pares de médias nas diferentes populações para um determinado caráter e detecta as médias que são significativamente diferentes nos pares de populações, evidenciando padrões de diferenciação ou de semelhança entre as populações.

A utilização do modelo II da análise de variância possibilitou, ainda, o cálculo do componente de variância (Sokal e Rohlf, 1981). A análise dos componentes de variância permite que o total da variação existente nos

caracteres seja repartida em componentes intra e interpopulacionais, quantificando assim, o efeito de cada um desses níveis de variação (Straney, 1978; Leamy, 1983; Patton e Rogers, 1983).

O método dos componentes de variância foi ainda utilizado para estimar a contribuição do componente etário na variação dos caracteres cranianos dos indivíduos adultos das classes etárias de oito a 10 da população de *P. iheringi* de Santa Tereza (ES), pois somente nesta população estas classes estavam melhor representadas. Neste caso o modelo da análise de variância tomou a seguinte forma:

$$Y_{ij} = M + A_i + E_{ij},$$

onde a variável dependente Y assume os valores dos 13 caracteres cranianos, ao passo que a variável independente A representa o efeito das diferentes classes de idade.

O cálculo dos componentes de variância fez-se a partir dos resultados da análise de variância. Da tabela da análise de variância temos:

Fonte de Variação	G.L.	Q.M. observado	Q.M. esperado
Entre as localidades (Interpopulacional)	a-1	S.Q./a-1	$\sigma_d^2 + n_0 e$
Dentro das localidades (Intrapopulacional)	$\sum n_i - a$	S.Q./ $\sum n_i - a$	σ_d^2

onde: G.L. é o grau de liberdade;

a é número de níveis presentes no efeito testado
(localidades);

n é o número de indivíduos em cada nível;

S.Q. é a soma dos quadrados que é obtida a partir da soma dos desvios da média ao quadrado;

Q.M. observado é o quadrado médio obtido pela razão da soma dos quadrados pelo grau de liberdade;

Q.M. esperado é o quadrado médio esperado (teórico);

σ_D^2 é a variância esperada dentro dos níveis;

σ_e^2 é a variância esperada entre os níveis;

n_0 é o fator de correção relativo aos diferentes tamanhos das amostras e é calculado da seguinte forma:

$$n_0 = 1/a - 1(\sum n_i - \sum n_i^2 / \sum n_i).$$

Assim, os componentes de variância podem ser estimados igualando o quadrado médio observado entre os grupos ao quadrado médio esperado dentro dos grupos (Sokal e Rohlf, 1981). O componente de variância foi expresso em porcentagem para melhor evidenciar a magnitude da variação de cada caráter dentro e entre as localidades. A análise de variância univariada e o teste a posteriori HSD de Tukey foram computados com o módulo STATISTICS.

Análise multivariada

A análise de variância multivariada (Neff e Marcus, 1980) foi empregada para testar a hipótese nula de igualdade

das médias dos treze caracteres analisados simultaneamente para machos e fêmeas. A análise do dimorfismo sexual foi efetuada apenas para as populações de *P. dimidiatus* de Teresópolis, Tijuca e Parati por serem as únicas a apresentarem número de indivíduos machos e fêmeas suficientes para a análise. Após a aplicação da análise de variância multivariada, foram efetuadas as análises de variância univariadas para cada caráter separadamente, para determinar os caracteres que diferiram significativamente entre os sexos.

A análise de variância multivariada, a análise das funções discriminantes e a análise das variáveis canônicas (Neff e Marcus, 1980) foram utilizadas para testar a existência de diferenças significativas, nos treze caracteres medidos, dentro e entre as populações de *P. iheringi* e *P. dimidiatus*. As três populações de *P. iheringi* e as quatro populações de *P. dimidiatus* de diferentes localidades representam, neste estudo, os grupos definidos a priori. A estrutura matemática destes três métodos é a mesma, uma vez que estas técnicas maximizam a quantidade de variação entre os grupos em relação à quantidade de variação dentro dos grupos definidos a priori (Neff e Marcus, 1980; Pimentel, 1980; Reyment et al., 1984). Todavia, os objetivos e a aplicação desses métodos são diferentes (Neff e Marcus, 1980).

A análise de variância multivariada é uma extensão da análise de variância univariada e é empregada para testar a hipótese nula de que os vetores de médias de grupos

definidos a priori são iguais. Para testar se existe diferença significativa entre os vetores de médias, a variação entre os grupos é comparada à variação dentro dos grupos através da razão entre as matrizes de covariância entre os grupos e dentro dos grupos. Da matriz resultante desta razão são extraídos os autovalores cujo produto resulta no Lambda de Wilks (Neff e Marcus, 1980), que foi utilizado no cálculo do valor F (Harris, 1975). Neste estudo a análise de variância multivariada foi empregada para testar a existência de dimorfismo sexual e diferenças entre as populações de *P. iheringi* e *P. dimidiatus*, considerando os 13 caracteres cranianos simultaneamente.

A análise das funções discriminantes objetiva classificar indivíduos em grupos definidos a priori (Neff e Marcus, 1980). A análise das funções discriminantes constrói uma função linear, a partir dos caracteres medidos, que maximiza a diferença entre os grupos, dando maior peso aos caracteres que variam mais entre as populações em relação à variação dos caracteres dentro da população (Neff e Marcus, 1980). Esta função linear produz um escore individual, com base no qual pode-se alocar indivíduos a seus grupos definidos a priori com a menor margem de erro possível. Desta forma, cada indivíduo é alocado com maior ou menor chance ao seu grupo previamente definido. Esta chance é quantificada em termos de probabilidade de classificação a posteriori, variando de zero a um (Neff e Marcus, 1980). A análise das funções discriminantes foi empregada para

classificar os indivíduos de *P. iheringi* e *P. dimidiatus* nos grupos previamente definidos que, neste estudo, foram as diferentes localidades.

A análise das variáveis canônicas é uma técnica que ordena populações em um espaço de dimensões reduzidas, maximizando a quantidade de variação entre os grupos relativa a variação dentro dos grupos (Neff e Marcus, 1980). Este espaço de dimensões reduzidas é definido a partir dos eixos de maior variação, os autovetores, extraídos da matriz resultante da razão entre as matrizes de covariância entre e dentro dos grupos. A combinação linear dos coeficientes dos autovetores com os caracteres originais medidos resulta em novas variáveis, as variáveis canônicas, que possibilitam o cálculo da posição de cada indivíduo (escore) no espaço canônico. Os escores individuais podem ser plotados com objetivo de visualizar o padrão de ordenação e discriminação das populações em estudo. Os elementos dos autovetores, denominados coeficientes canônicos, são utilizados para determinar os caracteres que mais contribuem para a discriminação entre as populações.

A análise das variáveis canônicas foi utilizada com o objetivo de discriminar as populações e posicionar os escores individuais de *P. dimidiatus* e *P. iheringi* em um espaço de dimensões reduzidas. Os coeficientes canônicos foram padronizados multiplicando os mesmos pelo desvio padrão de cada variável (Neff e Marcus, 1980). O módulo MULTIVARIATE GENERAL LINEAR HYPOTHESIS (MGLH) foi empregado para computar a análise de variância multivariada, a análise

das funções discriminantes e a análise das variáveis canônicas.

A análise dos componentes principais foi empregada neste estudo para determinar se os escores produzidos pelo primeiro componente principal estão correlacionados àqueles produzidos pela variável canônica I, com o objetivo de verificar se a variável canônica I pode ser interpretada como um eixo de tamanho generalizado (Humphries et al., 1981). A análise dos componentes principais é um método que consiste na extração de autovalores e autovetores da matriz de covariância entre caracteres (Neff e Marcus, 1980). Estes autovalores expressam a variância dos eixos. Geralmente o primeiro componente principal contém a maior parte da variação e é interpretado como um vetor de tamanho, o segundo eixo contém a segunda maior parte da variação e é interpretado como um vetor de forma (Neff e Marcus, 1980). Para que o primeiro componente principal possa ser interpretado como um vetor de tamanho é necessário que: (1) a maior parte da variação esteja contida neste vetor, (2) que os coeficientes do primeiro autovetor possuam sempre o mesmo sinal e (3) que os escores produzidos pelo primeiro componente estejam positivamente correlacionados com os valores dos caracteres medidos (Neff e Marcus, 1980; Strauss, 1985; Patton e Brylski, 1987).

O grau de divergência morfológica existente entre as populações de *P. iheringi* e *P. dimidiatus* foi estimado pela distância Euclidiana entre os centróides de cada população

no espaço das variáveis canônicas (Sneath e Sokal, 1973). Os centróides foram determinados pela média dos valores dos escores individuais nas variáveis canônicas para cada população de *P. iheringi* e *P. dimidiatus*. Os valores das distâncias morfológicas entre as populações de *P. iheringi* e *P. dimidiatus* foram dispostos em matrizes expressando o grau de diferenciação morfológica entre as populações. As distâncias em quilômetros, tomadas em linha reta entre as localidades das diferentes populações dentro de cada espécie, constituíram as matrizes de distâncias geográficas.

As matrizes de distâncias morfológicas foram comparadas às matrizes de distâncias geográficas para verificar se a diferenciação observada entre as populações de *P. iheringi* e de *P. dimidiatus* está geograficamente estruturada, ou seja, para determinar se a diferenciação morfológica entre as populações aumenta em função da distância geográfica. Para verificar se existe correlação entre a distância morfológica e a distância geográfica, utilizou-se o teste Z de Mantel (Manly, 1985), que calcula o coeficiente de correlação entre duas matrizes. O teste Z de Mantel foi computado com o NTSYS-pc (Rohlf, 1988).

III. RESULTADOS

Componentes de Variação Intrapopulacional

Dimorfismo Sexual em *Proechimys dimidiatus*

O dimorfismo sexual foi analisado apenas para as populações de *P. dimidiatus* de Teresópolis, Tijuca e Parati por serem as únicas populações com número representativo de machos e fêmeas. Assim, foram analisados 10 machos e sete fêmeas da população de Teresópolis, 11 machos e 10 fêmeas da população da Tijuca e 13 machos e 11 fêmeas da população de Parati.

A estatística descritiva mostrou que, em média, os machos são ligeiramente maiores que as fêmeas para a maior parte dos caracteres nas três populações de *P. dimidiatus* (Tabelas 1, 2 e 3). Esta diferença em tamanho entre os sexos não é estatisticamente significativa quando os treze caracteres são analisados simultaneamente em cada população de *P. dimidiatus*, como indica o resultado da análise de variância multivariada (Teresópolis: $F=1,613$, $P=0,386$; Tijuca: $F=2,897$, $P=0,157$; Parati: $F=0,835$, $P=0,628$). Todavia, ao se efetuar a análise de variância univariada para cada caráter, observamos que os machos da população de Teresópolis são significativamente maiores que as fêmeas no comprimento da série molar, comprimento interorbital, comprimento basal e comprimento da mandíbula (Tabela 4). O

TABELA 1.- Média e desvio padrão de 13 caracteres cranianos em 10 machos e sete fêmeas em Proechimys dimidiatus de Teresópolis no Rio de Janeiro

Caracteres	Sexo	
	Machos	Fêmeas
Comprimento da Série Molar	8,331(0,334)	7,971(0,193)
Comprimento da Bula Timpânica	9,497(0,574)	9,721(0,467)
Largura do Zigomático	25,273(0,639)	24,663(0,699)
Comprimento do Nasal	18,919(1,207)	18,404(0,814)
Construção Interorbital	12,027(0,627)	11,369(0,546)
Largura do Rostro	7,594(0,841)	7,301(0,337)
Comprimento do Diástema	10,050(0,754)	9,510(0,637)
Altura do Rostro	10,225(0,388)	9,933(0,507)
Comprimento do Crânio	50,757(1,656)	49,394(2,180)
Comprimento Basal	35,461(1,638)	33,417(1,602)
Largura do Maxilar	8,650(0,513)	8,536(0,306)
Comprimento Pós-palatal	23,970(0,980)	23,613(1,102)
Comprimento da Mandíbula	24,612(0,765)	23,470(1,123)

As medidas estão em milímetros

TABELA 2.- Média e desvio padrão de 13 caracteres cranianos em 11 machos e 10 fêmeas em Proechimys dimidiatus da Tijuca no Rio de Janeiro

Caracteres	Sexo	
	Machos	Fêmeas
Comprimento da Série Molar	8,205(0,231)	8,150(0,192)
Comprimento da Bula Timpânica	10,846(0,338)	11,039(0,472)
Largura do Zigomático	25,464(0,950)	24,824(0,805)
Comprimento do Nasal	19,690(0,894)	19,510(0,688)
Construção Interorbital	12,757(0,519)	12,014(0,556)
Largura do Rostro	8,705(0,703)	8,331(0,556)
Comprimento do Diástema	10,960(0,633)	10,821(0,474)
Altura do Rostro	10,990(0,288)	10,745(0,478)
Comprimento do Crânio	53,483(1,603)	53,041(1,373)
Comprimento Basal	36,648(1,076)	36,285(1,123)
Largura do Maxilar	8,874(0,528)	8,705(0,349)
Comprimento Pós-palatal	24,738(0,794)	24,433(0,948)
Comprimento da Mandíbula	26,769(1,240)	25,413(1,265)

As medidas estão em milímetros

TABELA 3.- Média e desvio padrão de 13 caracteres cranianos em 13 machos e 11 fêmeas em Proechimys dimidiatus de Parati no Rio de Janeiro

Caracteres	Sexo	
	Machos	Fêmeas
Comprimento da Série Molar	8,265(0,309)	8,402(0,338)
Comprimento da Bula Timpânica	10,133(0,299)	10,098(0,471)
Largura do Zigomático	25,816(1,296)	25,135(1,062)
Comprimento do Nasal	19,368(1,088)	18,535(1,225)
Construção Interorbital	12,120(0,585)	11,645(0,462)
Largura do Rostro	8,178(0,886)	8,031(0,611)
Comprimento do Diástema	10,677(0,710)	10,270(0,938)
Altura do Rostro	10,325(0,367)	9,931(0,562)
Comprimento do Crânio	51,812(1,867)	50,836(2,101)
Comprimento Base	35,618(1,325)	34,717(2,002)
Largura do Maxilar	8,859(0,589)	8,868(0,541)
Comprimento Pós-palatal	24,090(0,998)	24,031(0,885)
Comprimento da Mandíbula	25,525(0,967)	24,995(0,872)

As medidas estão em milímetros

TABELA 4.- Análise de variância do dimorfismo sexual em 13 caracteres cranianos em Proechimys
dimidiatus de Teresópolis no Rio de Janeiro

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,532	1	0,532	6,508	0,022
Intrapopulacional	1,227	15	0,082		
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,207	1	0,207	0,729	0,407
Intrapopulacional	4,268	15	0,285		ns
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,533	1	1,533	3,483	0,082
Intrapopulacional	6,602	15	0,440		ns
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,091	1	1,091	0,957	0,343
Intrapopulacional	17,093	15	1,140		ns
Constricção Interorbital					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,785	1	1,785	5,029	0,040
Intrapopulacional	5,325	15	0,355		
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,352	1	0,352	0,750	0,400
Intrapopulacional	7,050	15	0,470		ns
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,201	1	1,201	2,385	0,143
Intrapopulacional	7,550	15	0,503		ns
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,351	1	0,351	1,823	0,197
Intrapopulacional	2,892	15	0,193		ns
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	7,646	1	7,646	2,156	0,163
Intrapopulacional	53,198	15	3,547		ns

TABELA 4.- (Continuação)

Comprimento Basal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	17,201	1	11,201	6,523	0,022
Intrapopulacional	39,557	15	2,637		
Largura do Maxilar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,054	1	0,054	0,276	0,607
Intrapopulacional	2,927	15	0,195		ns
Comprimento Pós-palatal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,525	1	0,525	0,495	0,493
Intrapopulacional	15,931	15	1,062		ns
Comprimento da Mandíbula					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	5,370	1	5,370	6,277	0,024
Intrapopulacional	12,834	15	0,856		ns

6L=6 graus de liberdade; ns=Não Significativo

mesmo ocorre para os machos da população Tijuca no comprimento interorbital e no comprimento da mandíbula (Tabela 5). Já na população de Parati machos e fêmeas não diferiram significativamente para qualquer caráter craniano medido (Tabela 6).

Componente Etário de Variação em *Proechimys iheringi*

O componente etário de variação craniana foi estimado somente para três dos 13 caracteres na população de *P. iheringi* de Santa Tereza (ES), pois em 10 caracteres a variação dentro de cada classe de idade superou aquela entre as classes (Tabela 7), impossibilitando assim, o cálculo do componente de variância, que implica em subtrair o quadrado médio entre as classes do quadrado médio dentro das classes.

Quanto a largura do zigomático e comprimento do crânio, o componente de variação associado às três classes de adultos foi igual a 1,77% e 5,40%, respectivamente, ao passo que o componente etário de variação da altura do rosto foi igual a 26,45% (Tabela 8).

Variação Geográfica

Proechimys iheringi

A estatística descritiva mostrou que, com exceção do comprimento da bula e do diástema, os caracteres cranianos

TABELA 5.- Análise de variância do dimorfismo sexual em 13 caracteres cranianos em *Proechiays dimidiatus* da Tijuca no Rio de Janeiro

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,013	1	0,013	0,291	0,597
Intrapopulacional	0,740	16	0,016		ns
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,165	1	0,165	1,021	0,327
Intrapopulacional	2,588	16	0,162		ns
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,822	1	1,822	2,303	0,149
Intrapopulacional	12,658	16	0,791		ns
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,144	1	0,144	0,220	0,646
Intrapopulacional	10,496	16	0,656		ns
Construção Interorbital					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	2,455	1	2,455	8,560	0,010
Intrapopulacional	4,589	16	0,287		
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,621	1	0,621	1,502	0,238
Intrapopulacional	6,614	16	0,413		ns
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,086	1	0,086	0,264	0,614
Intrapopulacional	5,181	16	0,324		ns
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,267	1	0,267	1,817	0,196
Intrapopulacional	2,349	16	0,147		ns
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,867	1	0,867	0,382	0,545
Intrapopulacional	36,329	16	2,271		ns

TABELA 5.- (Continuação)

Comprimento Basal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,586	1	0,586	0,427	0,523
Intrapopulacional	21,939	16	1,371		ns
Largura do Maxilar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,127	1	0,127	0,604	0,448
Intrapopulacional	3,364	16	0,210		ns
Comprimento Pós-palatal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,396	1	0,396	0,530	0,477
Intrapopulacional	11,963	16	0,748		ns
Comprimento da Mandíbula					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	8,178	1	8,178	5,227	0,036
Intrapopulacional	25,033	16	1,565		

 GL=Graus de Liberdade; ns=Não Significativo

TABELA 6.- Análise de variância do dimorfismo sexual em 13 caracteres cranianos em Proechimys dimidiatus de Parati no Rio de Janeiro

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,145	1	0,145	1,368	0,255
Intrapopulacional	2,232	21	0,106		ns
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,001	1	0,001	0,007	0,933
Intrapopulacional	3,240	21	0,154		ns
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	2,295	1	2,295	1,542	0,228
Intrapopulacional	31,256	21	1,488		ns
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	3,408	1	3,408	2,480	0,130
Intrapopulacional	28,859	21	1,374		ns
Constricção Interorbital					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,206	1	1,206	4,072	0,057
Intrapopulacional	6,221	21	0,296		ns
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,467	1	0,467	0,891	0,356
Intrapopulacional	11,004	21	0,524		ns
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,612	1	0,612	0,906	0,352
Intrapopulacional	14,178	21	0,675		ns
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,633	1	0,633	3,027	0,097
Intrapopulacional	4,391	21	0,209		ns
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	5,379	1	5,379	1,385	0,252
Intrapopulacional	81,542	21	3,883		ns

TABELA 6.- (Continuação)

Comprimento Basal						
Fonte de Variação						
Interpopulacional	3,026	1	3,026	1,095	0,307	
Intrapopulacional	58,016	21	2,763		ns	
Largura do Maxilar						
Fonte de Variação						
Interpopulacional	0,019	1	0,019	0,058	0,812	
Intrapopulacional	6,827	21	0,325		ns	
Comprimento Pós-palatal						
Fonte de Variação						
Interpopulacional	0,010	1	0,010	0,011	0,917	
Intrapopulacional	19,748	21	0,940		ns	
Comprimento da Mandíbula						
Fonte de Variação						
Interpopulacional	1,585	1	1,585	1,769	0,198	
Intrapopulacional	18,819	21	0,896		ns	

GL=Graus de Liberdade; ns=Não Significativo

TABELA 7.- Análise de variância em 13 caracteres cranianos nas três classes de idade de indivíduos adultos na população de Proechimys iheringi de Santa Tereza no Espírito Santo

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Entre as classes	0,303	2	0,151	0,402	0,686
Dentro das classes	2,258	6	0,376		ns
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Entre as classes	0,083	2	0,042	0,121	0,888
Dentro das classes	2,068	6	0,345		ns
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Entre as classes	2,803	2	1,401	1,055	0,405
Dentro das classes	7,973	6	1,329		ns
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Entre as classes	0,972	2	0,486	0,290	0,758
Dentro das classes	10,042	6	1,674		ns
Constrição Interorbital					
Fonte de Variação					
Entre as classes	1,439	2	0,720	0,944	0,440
Dentro das classes	4,573	6	0,762		ns
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Entre as classes	0,218	2	0,109	0,259	0,780
Dentro das classes	2,524	6	0,421		ns
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Entre as classes	1,503	2	0,752	0,942	0,441
Dentro das classes	4,786	6	0,798		ns
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Entre as classes	1,838	2	0,919	2,085	0,205
Dentro das classes	2,645	6	0,441		ns
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Entre as classes	13,876	2	6,938	1,171	0,372
Dentro das classes	35,537	6	5,923		ns

TABELA 7.- (Continuação)

Comprimento Base					
Fonte de Variação					
Entre as classes	4,736	2	2,368	0,771	0,504
Dentro das classes	18,429	6	3,072		ns
Largura do Maxilar					
Fonte de Variação					
Entre as classes	1,123	2	0,561	0,639	0,560
Dentro das classes	5,275	6	0,879		ns
Comprimento Pós-palatal					
Fonte de Variação					
Entre as classes	1,759	2	0,880	0,883	0,461
Dentro das classes	5,980	6	0,997		ns
Comprimento da Mandíbula					
Fonte de Variação					
Entre as classes	5,017	2	2,509	0,859	0,470
Dentro das classes	17,515	6	2,919		ns

GL=Graus de Liberdade; ns=Não Significativo

TABELA 8.- Componente etário de variação, expresso em percentagem, em em três caracteres cranianos de Proechimys iheringi de Santa Tereza no Espírito Santo

Caracteres	Componente de Variância (%)	
	Entre as classes	Dentro das classes
Largura do Zigomático	1,77	98,23
Altura do Rostro	26,54	74,46
Comprimento do Crânio	5,40	94,60

estudados aumentam em tamanho nas populações de *P. iheringi* da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro no sentido norte-sul (Tabela 9). O comprimento da bula e o do diástema são, em média, maiores na população da Bahia seguidos do Rio de Janeiro e do Espírito Santo (Tabela 9).

A análise de variância detectou diferenças estatisticamente significativas entre as três populações de *P. iheringi* em todos os caracteres (Tabela 10). Como os caracteres diferiram significativamente, foi efetuado o teste a posteriori HSD de Tukey para determinar quais populações diferem entre si para um determinado caráter. O teste a posteriori HSD de Tukey detectou quatro padrões de diferenciação entre as populações para os caracteres medidos (Tabela 11). O comprimento do nasal, a altura do rosto, o comprimento do crânio e o comprimento pós-palatal diferem estatisticamente nas três populações de *P. iheringi*. A população de *P. iheringi* do Rio de Janeiro difere estatisticamente das do Espírito Santo e Bahia na série molar, constrição interorbital, largura do rosto, comprimento basal, largura do maxilar e comprimento mandibular. As populações da Bahia e do Espírito Santo não diferem entre si para estes caracteres. A população do Espírito Santo difere estatisticamente das demais populações no comprimento da bula e comprimento do diástema. As populações da Bahia e do Rio de Janeiro não diferem estatisticamente para estes caracteres. A população da Bahia difere significativamente na largura do zigomático das populações do Rio de Janeiro e Espírito Santo. Estas

TABELA 9.- Média e desvio padrão de 13 caracteres cranianos para as três populações de Proechimys iheringi

Caracteres	Localidades		
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Comprimento da Série Molar	7,693(0,332)	7,991(0,587)	8,668(0,230)
Comprimento da Bula Timpânica	10,483(0,384)	9,719(0,560)	10,390(0,740)
Largura do Zigomático	24,022(1,207)	25,321(1,125)	26,080(1,184)
Comprimento do Nasal	15,913(0,977)	17,434(0,990)	19,325(1,267)
Constrição Interorbital	11,055(0,571)	11,530(0,956)	12,468(0,549)
Largura do Rostro	7,030(0,574)	7,360(0,582)	8,256(0,435)
Comprimento do Diástema	11,152(0,783)	10,156(0,808)	10,983(0,634)
Altura do Rostro	9,363(0,525)	10,051(0,835)	10,868(0,633)
Comprimento do Crânio	46,271(1,812)	49,894(2,308)	52,998(2,664)
Comprimento Basal	34,745(1,668)	34,842(1,547)	37,215(1,567)
Largura do Maxilar	8,167(0,422)	8,448(0,876)	9,093(0,513)
Comprimento Pós-palatal	21,723(0,753)	23,398(0,944)	24,578(1,260)
Comprimento da Mandíbula	23,874(1,229)	24,704(1,377)	26,195(1,536)

As medidas estão em milímetros

TABELA 10.- Análise de variância em 13 caracteres cranianos em Proechimys iheringi

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F.	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	5,284	2	2,642	13,605	0,001
Intrapopulacional	7,135	37	0,194		
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	5,209	2	2,604	8,965	0,001
Intrapopulacional	10,749	37	0,291		
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	26,203	2	13,101	9,576	0,001
Intrapopulacional	50,624	37	1,368		
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	62,050	2	31,025	28,413	0,001
Intrapopulacional	39,310	36	1,092		
Constrição Interorbital					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	10,641	2	5,320	9,499	0,001
Intrapopulacional	30,724	37	0,560		
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	8,079	2	4,040	12,969	0,001
Intrapopulacional	11,525	37	0,311		
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	8,632	2	4,316	7,379	0,002
Intrapopulacional	21,641	37	0,585		
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	12,416	2	6,208	13,210	0,001
Intrapopulacional	17,388	37	0,470		
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	259,659	2	129,829	26,872	0,001
Intrapopulacional	178,760	37	4,831		

TABELA 10.- (Continuação)

Comprimento Base					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	37,308	2	18,654	7,298	0,002
Intrapopulacional	92,020	36	2,556		
Largura do Maxilar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	4,577	2	2,288	5,280	0,010
Intrapopulacional	16,034	37	0,433		
Comprimento Pós-palatal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	48,504	2	24,252	27,200	0,001
Intrapopulacional	32,989	37	0,892		
Comprimento da Mandíbula					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	28,767	2	14,384	7,871	0,001
Intrapopulacional	67,616	37	1,827		

GL=Graus de Liberdade

TABELA 11.- Variação nas médias de 13 caracteres cranianos em três populações de Proechimys iheringi. As linhas sob as médias indicam subconjuntos não significativos segundo o teste "a posteriori" de Tukey

Caracteres			
Comprimento da Série Molar	<u>7,693(BA)</u>	<u>7,991(ES)</u>	<u>8,668(RJ)</u>
Comprimento da Bula Timpânica	<u>9,719(ES)</u>	<u>10,390(RJ)</u>	<u>10,483(BA)</u>
Largura do Zigomático	<u>24,022(BA)</u>	<u>25,321(ES)</u>	<u>26,080(RJ)</u>
Comprimento do Nasal	<u>15,913(BA)</u>	<u>17,434(ES)</u>	<u>19,325(RJ)</u>
Constrição Interorbital	<u>11,055(BA)</u>	<u>11,530(ES)</u>	<u>12,468(RJ)</u>
Largura do Rostro	<u>7,030(BA)</u>	<u>7,360(ES)</u>	<u>8,256(RJ)</u>
Comprimento do Diástema	<u>10,156(ES)</u>	<u>10,983(RJ)</u>	<u>11,152(BA)</u>
Altura do Rostro	<u>9,363(BA)</u>	<u>10,051(ES)</u>	<u>10,868(RJ)</u>
Comprimento do Crânio	<u>46,271(BA)</u>	<u>49,894(ES)</u>	<u>52,998(RJ)</u>
Comprimento Basal	<u>34,745(BA)</u>	<u>34,842(ES)</u>	<u>37,215(RJ)</u>
Largura do Maxilar	<u>8,167(BA)</u>	<u>8,448(ES)</u>	<u>9,093(RJ)</u>
Comprimento Pós-palatal	<u>21,723(BA)</u>	<u>23,398(ES)</u>	<u>24,578(RJ)</u>
Comprimento da Mandíbula	<u>23,874(BA)</u>	<u>24,704(ES)</u>	<u>26,195(RJ)</u>

populações não diferem entre si para este caráter.

O nível de significância, expresso pela razão F, varia indicando que os caracteres refletem diferentemente o efeito das localidades (Tabela 10). O comprimento do nasal, comprimento do crânio e o comprimento pós-palatal são os caracteres que apresentam o mais alto grau de variação entre as populações de *P. iheringi*, com a razão F variando de 26,872 a 28,413. A série molar, comprimento da bula, largura do zigomático, comprimento interorbital, largura do rosto e a altura do rosto apresentam um grau intermediário de variação entre as localidades com a razão F variando de 8,965 a 13,605. O comprimento do diástema, comprimento basal, largura do maxilar e o comprimento da mandíbula são os que apresentam um grau de variação relativamente menor (razão F variando de 5,280 a 7,871).

A diferença em magnitude na variabilidade dos caracteres, observada pela razão F, entre as três populações de *P. iheringi*, torna-se ainda mais evidente quando calculado o componente adicional de variância devido ao efeito das localidades (Tabela 12). O total de variação existente nas populações de *P. iheringi* foi assim repartido em componentes intra e inter populacional. Os resultados para *P. iheringi* mostraram que, em média, 54,39% da variação morfológica do crânio foi devida ao componente intrapopulacional, com maior contribuição da largura do maxilar (76,00%), comprimento do diástema (67,00%), comprimento basal (66,50%), comprimento interorbital

TABELA 12.- Componentes de variância intra e interpopulacional, expressos em percentagem, para 13 caracteres cranianos de Proechimys iheringi da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro

Caracteres	Componente de Variância (%)	
	Intrapopulacional	Interpopulacional
Comprimento da Série Molar	50,35	49,65
Comprimento da Bula Timpânica	62,00	38,00
Largura do Zigomático	60,00	40,00
Comprimento do Nasal	31,32	68,68
Constricção Interorbital	60,09	39,91
Largura do Rostro	51,64	48,36
Comprimento do Diástema	67,00	33,00
Altura do Rostro	51,18	48,82
Comprimento do Crânio	33,10	66,90
Comprimento Basal	66,50	33,50
Largura do Maxilar	76,00	24,00
Comprimento Pós-palatal	33,00	67,00
Comprimento da Mandíbula	65,00	35,00

(60,09%) e largura do zigomático (60,00%). Por outro lado, o comprimento do nasal (68,68%) e o comprimento do crânio (66,90%) foram os caracteres que mais variaram entre as populações de *P. iheringi*. O componente de variação interpopulacional médio foi igual a 45,60%.

Os caracteres cranianos medidos nas três populações de *P. iheringi* foram então submetidos à análise de variância multivariada, à análise das funções discriminantes e à análise das variáveis canônicas, com a finalidade de estudar a variação dentro e entre populações, considerando todos os caracteres simultaneamente.

A análise de variância multivariada indicou diferença estatisticamente significativa entre as populações de *P. iheringi* da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro (valor F transformado do Lambda de Wilks igual a 7,894: $P < 0,0001$). Devido ao resultado significativo da análise de variância multivariada, a análise das funções discriminantes foi aplicada às três populações de *P. iheringi* para determinar o número de indivíduos de cada população corretamente alocados aos seus grupos definidos a priori, correspondentes às diferentes localidades.

Todos os indivíduos pertencentes à população da Bahia foram corretamente classificados às suas localidades com probabilidade igual a 1 pela análise das funções discriminantes (Tabela 13a). Todos os indivíduos foram corretamente alocados à população do Espírito Santo com probabilidade aproximadamente igual a 1, com exceção de um indivíduo que foi classificado com probabilidade 0,565

(Tabela 13b). A análise das funções discriminantes classificou corretamente, com probabilidade aproximadamente igual a 1 todos os indivíduos pertencentes à população do Rio de Janeiro. Apenas um indivíduo foi alocado corretamente com menor probabilidade (0,539). Este indivíduo possui probabilidade de 0,461 de ser alocado à população do Espírito Santo (Tabela 13c). Apenas um indivíduo da população do Espírito Santo foi alocado à população do Rio de Janeiro com probabilidade 0,790 (Tabela 13b).

Os resultados da análise de classificação das populações de *P. iheringi* com as funções discriminantes pode ser melhor visualizado na Tabela 14. Cem por cento dos indivíduos das populações do Espírito Santo e Rio de Janeiro e 93,33% dos indivíduos da população da Bahia foram corretamente classificados em seus grupos.

A análise das variáveis canônicas foi empregada para visualizar a ordenação das populações no espaço canônico de dimensões reduzidas. A variável canônica I discriminou completamente a população da Bahia das do Espírito Santo e Rio de Janeiro (Figura 7). As populações do Espírito Santo e do Rio de Janeiro sobrepõem-se ao longo da variável canônica I. A população da Bahia sobrepõe-se às populações do Espírito Santo e do Rio de Janeiro ao longo da variável canônica II. A variável canônica II discriminou quase completamente as populações do Espírito Santo e do Rio de Janeiro (Figura 7).

Os coeficientes da variável canônica I mostraram que o

TABELA 13a.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de Proechimys iheringi da Bahia a seu grupo predito

Indivíduos	Localidades		
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Bahia:			
1	1,000	0,000	0,000
2	1,000	0,000	0,000
3	1,000	0,000	0,000
4	1,000	0,000	0,000
5	1,000	0,000	0,000
6	1,000	0,000	0,000
7	1,000	0,000	0,000
8	1,000	0,000	0,000
9	1,000	0,000	0,000
10	1,000	0,000	0,000
11	1,000	0,000	0,000
12	1,000	0,000	0,000
13	1,000	0,000	0,000
14	1,000	0,000	0,000

TABELA 13b.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de Proechinays iheringi do Espírito Santo a seu grupo predito

Indivíduos	Localidades		
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Espírito Santo:			
1	0,000	0,971	0,029
2	0,000	0,766	0,234
3	0,000	0,210	0,790
4	0,000	1,000	0,000
5	0,000	0,995	0,005
6	0,000	0,936	0,064
7	0,000	1,000	0,000
8	0,000	1,000	0,000
9	0,000	0,998	0,002
10	0,000	0,565	0,435
11	0,000	0,998	0,002
12	0,000	1,000	0,000
13	0,000	1,000	0,000
14	0,000	0,921	0,078
15	0,000	0,987	0,013
16	0,000	0,999	0,001

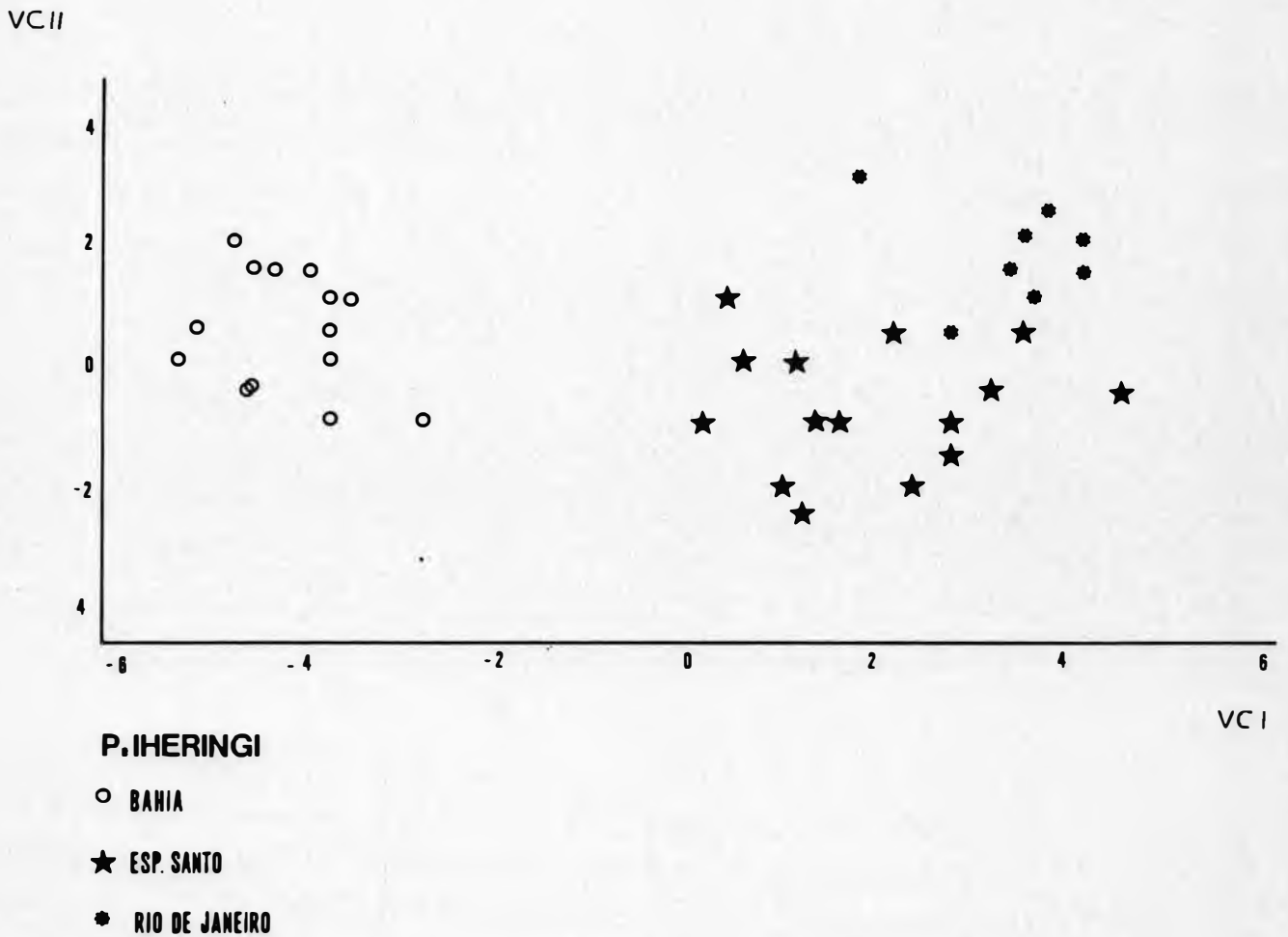
TABELA 13c.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de Proechimys iheringi do Rio de Janeiro a seu grupo predito

Indivíduos	Localidades		
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Rio de Janeiro:			
1	0,000	0,001	0,999
2	0,000	0,004	0,996
3	0,000	0,001	0,999
4	0,000	0,006	0,994
5	0,000	0,004	0,996
6	0,000	0,000	1,000
7	0,000	0,461	0,539
8	0,000	0,020	0,980

TABELA 14.- Percentagem de classificação "a posteriori" das populações de Proechimys iheringi a seus grupos preditos

Localidades	Classificação		
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Bahia	14 (100%)	0	0
Espírito Santo	0	15 (93,33%)	1 (6,66%)
Rio de Janeiro	0	0	8 (100%)

Figura 7.- Projeção dos escores individuais de *Proechimys iheringi* no espaço da primeira e segunda variáveis canônicas



comprimento do diástema, o comprimento do crânio e o comprimento do nasal foram os caracteres que mais contribuíram para a discriminação total da população da Bahia das populações do Espírito Santo e Rio de Janeiro (Tabela 15). Já ao longo do eixo canônico II, o comprimento pós-palatal, a largura do zigomático, o comprimento do nasal e o comprimento basal, foram os caracteres mais importantes na discriminação das populações do Espírito Santo e Rio de Janeiro (Tabela 15). O comprimento do nasal foi o caráter que mais influenciou a discriminação das populações de *P. iheringi* da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro ao longo das variáveis canônicas I e II (Tabela 15).

A análise dos componentes principais foi empregada às três amostras combinadas de *P. iheringi* para avaliar se os caracteres cranianos estavam correlacionados com o primeiro eixo do componente principal. Os resultados demonstraram haver correlação positiva para todos os caracteres cranianos, exceto para o comprimento do diástema, com o componente principal I (Tabela 16). Desta forma este eixo pode ser interpretado como uma variável de tamanho generalizado. O componente principal I foi ainda correlacionado significativamente com a variável canônica I ($r=0,640$; $P<0,001$). Assim, a variável canônica I pode também ser interpretada como um eixo de tamanho generalizado.

A distância morfológica entre as três populações de *P. iheringi* foi avaliada pelo cálculo da distância Euclidiana no espaço das variáveis canônicas entre os centróides de cada população. Os resultados estão expressos na Tabela 17 e

TABELA 15.- Coeficientes canônicos estandarizados de 13 caracteres cranianos em Proechimys iheringi

Caracteres	VC 1	VC 2
Comprimento da Série Molar	-0,134	0,427
Comprimento da Bula Timpânica	0,017	0,763
Largura do Zigomático	-0,760	-0,966
Comprimento do Nasal	0,997	0,830
Constricção Interorbital	0,531	0,204
Largura do Rostro	0,184	0,590
Comprimento do Diástema	-2,163	-0,348
Altura do Rostro	0,679	-0,415
Comprimento do Crânio	1,119	0,686
Comprimento Basal	-0,480	0,814
Largura Maxilar	0,152	-0,088
Comprimento Pós-palatal	-0,260	-1,214
Comprimento da Mandíbula	0,433	-0,328

TABELA 16.- Coeficientes de correlação entre os 13 caracteres cranianos e os escores do primeiro componente principal para Proechimys iheringi

Caracteres	PC 1
Comprimento da Série Molar	0,487
Comprimento da Bula Timpânica	0,373
Largura do Zigoático	0,590
Comprimento do Nasal	0,670
Construção Interorbital	0,493
Largura do Rostro	0,520
Comprimento do Diástema	-0,288
Altura do Rostro	0,635
Comprimento do Crânio	0,708
Comprimento Basal	0,273
Largura do Maxilar	0,377
Comprimento Pós-palatal	0,715
Comprimento da Mandíbula	0,442

TABELA 17.- Distância morfológica e geográfica para as três populações de Proechimys iheringi

Localidades			
	Bahia	Espírito Santo	Rio de Janeiro
Bahia	—	6,314	7,888
Espírito Santo	675,000	—	3,326
Rio de Janeiro	1005,000	375,000	—

Os valores acima da diagonal correspondem a distância morfológica (Distância de Mahalanobis) e os valores abaixo da diagonal correspondem a distância geográfica em quilômetros

mostram que as populações do Rio de Janeiro e do Espírito Santo são as mais semelhantes morfologicamente, possuindo a menor distância morfológica (3,326), ao passo que as populações do Rio de Janeiro e da Bahia são as mais diferenciadas, com a maior distância morfológica (7,888). As populações do Espírito Santo e Bahia apresentam um grau de diferenciação intermediário, com distância morfológica igual a 6,314.

A distância geográfica entre as três populações de *P. iheringi* calculada em quilômetros em linha reta entre as localidades de cada população, encontra-se na Tabela 17. Esta Tabela sugere que existe uma correlação entre a distância morfológica e a distância geográfica entre as populações de *P. iheringi*, isto é, quanto maior a distância geográfica maior o grau de diferenciação morfológica. O teste Z normalizado de Mantel confirma que existe uma forte correlação ($r=0,979$; $P<0,001$) entre a distância geográfica e o grau de diferenciação morfológica nas populações de *P. iheringi* analisadas.

Proechimys dimidiatus

A estatística descritiva mostrou que a população de Teresópolis é, em média, menor que as demais populações para todos os caracteres, exceto para a série molar e o constricção interorbital (Tabela 18). Foi possível ainda detectar que houve um aumento médio de tamanho em sete dos

TABELA 18.- Média e desvio padrão de 13 caracteres cranianos para quatro populações de Proechimys dimidiatus do Rio de Janeiro

Caracteres	Localidades			
	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Comprimento da Série Molar	8,208(0,283)	8,192(0,236)	7,949(0,304)	8,333(0,324)
Comprimento da Bula Timpânica	9,544(0,471)	10,979(0,483)	10,263(0,705)	10,167(0,454)
Largura do Zigomático	25,086(0,955)	25,120(0,829)	25,585(0,531)	25,303(0,810)
Comprimento do Nasal	18,579(1,190)	19,718(0,836)	19,018(1,205)	18,943(1,172)
Constricção Interorbital	11,644(0,747)	12,403(0,633)	12,039(0,730)	11,880(0,556)
Largura do Rostro	7,568(0,702)	8,488(0,608)	7,858(0,461)	8,081(0,748)
Comprimento do Diástema	9,703(0,760)	10,944(0,534)	10,993(0,598)	10,491(0,799)
Altura do Rostro	10,126(0,468)	10,914(0,397)	10,532(0,302)	10,133(0,480)
Comprimento do Crânio	50,069(2,159)	53,376(1,484)	52,124(1,194)	51,355(1,919)
Comprimento Basal	34,738(1,870)	36,419(1,208)	35,931(1,240)	35,190(1,648)
Largura do Maxilar	8,682(0,553)	8,891(0,476)	9,034(0,413)	8,882(0,434)
Comprimento Pós-palatal	23,755(0,930)	24,669(0,775)	23,756(0,797)	24,103(0,859)
Comprimento da Mandíbula	24,290(1,357)	26,107(1,303)	26,018(0,677)	25,233(0,922)

As medidas estão em milímetros

13 caracteres medidos (comprimento da bula, comprimento do nasal, comprimento interorbital, altura do rosto, comprimento do crânio, comprimento basal e comprimento da mandíbula), no sentido Teresópolis - Parati - Ilha Grande - Tijuca.

A análise de variância univariada detectou diferenças estatisticamente significativas em todos os caracteres nas quatro populações de *P. dimidiatus*, com exceção da largura do zigomático e da largura do maxilar (Tabela 19). O teste a posteriori HSD de Tukey foi então aplicado aos caracteres que diferiram significativamente para determinar quais populações diferem entre si para estes caracteres.

O teste a posteriori HSD de Tukey permitiu a visualização de vários padrões de diferenciação nos caracteres entre as quatro populações de *P. dimidiatus* (Tabela 20). O comprimento do diástema e o comprimento da mandíbula diferenciaram significativamente a população de Teresópolis das populações de Parati, Tijuca e Ilha Grande, ao passo que estas três últimas populações não diferiram nestes caracteres. O comprimento do nasal e o comprimento basal diferenciaram as populações da Tijuca e de Teresópolis. Nenhuma outra população foi diferenciada por estes caracteres. A constrição interorbital e o comprimento pós-palatal diferenciaram a população da Tijuca das populações de Parati e Teresópolis, no entanto essas populações não foram diferenciadas da população de Ilha Grande por este caráter. As populações de Tijuca e Ilha

TABELA 19.- Análise de variância em 13 caracteres cranianos em quatro populações de Proechimys dimidiatus do Rio de Janeiro

Caracteres	Soma dos Quadrados	GL	Quadrado Médio	F	P
Comprimento da Série Molar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	1,081	3	0,360	4,364	0,007
Intrapopulacional	5,861	71	0,083		
Comprimento da Bula Timpânica					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	21,821	3	7,274	28,683	0,001
Intrapopulacional	18,766	71	0,254		
Largura do Zigomático					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	2,058	3	0,686	1,010	0,393
Intrapopulacional	50,242	74	0,679		ns
Comprimento do Nasal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	14,741	3	4,914	4,153	0,009
Intrapopulacional	87,552	74	1,183		
Construção Interorbital					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	6,547	3	2,182	5,166	0,003
Intrapopulacional	31,259	74	0,422		
Largura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	9,166	3	3,055	6,885	0,001
Intrapopulacional	32,395	73	0,444		
Comprimento do Diástema					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	18,579	3	6,193	12,876	0,001
Intrapopulacional	35,593	74	0,481		
Altura do Rostro					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	9,671	3	3,224	17,131	0,001
Intrapopulacional	13,925	74	0,188		
Comprimento do Crânio					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	119,548	3	39,849	11,478	0,001
Intrapopulacional	253,211	73	3,469		

TABELA 19.- (Continuação)

Comprimento Basal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	34,780	3	11,593	4,910	0,004
Intrapopulacional	174,720	74	2,361		
Largura do Maxilar					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	0,911	3	0,304	1,349	0,265
Intrapopulacional	16,658	74	0,225		ns
Comprimento Pós-palatal					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	10,876	3	3,625	5,091	0,003
Intrapopulacional	52,701	74	0,712		
Comprimento da Mandíbula					
Fonte de Variação					
Interpopulacional	38,298	3	12,766	9,784	0,001
Intrapopulacional	95,245	73	1,305		

 6L=6 graus de liberdade; ns=Não Significativo

TABELA 20.- Variação nas médias em 13 caracteres cranianos em quatro populações de *Proechiops diidiatys*. As linhas sob as médias indicam subconjuntos não significativos segundo o teste "a posteriori" de Tukey

Caracteres *				
Comprimento da Série Molar	<u>7,949(IG)</u>	<u>8,192(TI)</u>	8,208(TE)	8,333(PA)
Comprimento da Bula Timpânica	<u>9,544(TE)</u>	<u>10,167(PA)</u>	<u>10,263(IG)</u>	<u>10,979(TI)</u>
Comprimento do Nasal	<u>18,579(TE)</u>	<u>18,943(PA)</u>	<u>19,018(IG)</u>	<u>19,718(TI)</u>
Construção Interorbital	<u>11,644(TE)</u>	<u>11,880(PA)</u>	<u>12,039(IG)</u>	<u>12,403(TI)</u>
Largura do Rostro	<u>7,568(TE)</u>	<u>7,858(IG)</u>	<u>8,081(PA)</u>	<u>8,488(TI)</u>
Comprimento do Diástema	<u>9,703(TE)</u>	<u>10,491(PA)</u>	<u>10,944(TI)</u>	<u>10,993(IG)</u>
Altura do Rostro	<u>10,126(TE)</u>	<u>10,133(PA)</u>	<u>10,532(IG)</u>	<u>10,914(TI)</u>
Comprimento do Crânio	<u>50,069(TE)</u>	<u>51,355(PA)</u>	<u>52,124(IG)</u>	<u>53,376(TI)</u>
Comprimento Basal	<u>34,738(TE)</u>	<u>35,190(PA)</u>	<u>35,931(IG)</u>	<u>36,419(TI)</u>
Comprimento Pós-palatal	<u>23,755(TE)</u>	<u>23,756(IG)</u>	<u>24,103(PA)</u>	<u>24,669(TI)</u>
Comprimento da Mandíbula	<u>24,290(TE)</u>	<u>25,233(PA)</u>	<u>26,018(IG)</u>	<u>26,107(TI)</u>

* A Largura do Zigomático e a Largura do Maxilar não constam nesta tabela, por não diferirem significativamente na Análise de Variância

Grande não foram diferenciadas por este caráter. Os demais caracteres variaram de forma singular entre as quatro populações de *P. dimidiatus*. Na série molar existe variação estatisticamente significativa entre as populações de Ilha Grande, Parati e Teresópolis, entretanto as populações da Tijuca, Teresópolis e Parati não diferem para este caráter. No comprimento da bula timpânica a população de Teresópolis difere significativamente das demais populações. O mesmo ocorre com a população da Tijuca. As populações de Parati e Ilha Grande não diferem neste caráter. A largura do rosto diferenciou a população da Tijuca das três outras populações, mas nestas populações este caráter não foi estatisticamente variável. Todas as populações, com exceção das de Parati e Teresópolis, foram diferenciadas pela altura do rosto. O comprimento do crânio diferenciou estatisticamente a população da Tijuca das de Parati e Teresópolis e a de Teresópolis daquela da Ilha Grande.

O nível de significância expresso pelo valor F é variável (Tabela 19). Este resultado indica que os diferentes caracteres não respondem igualmente ao efeito das localidades testado nesta análise. Foram identificados quatro níveis de variação na razão F . Os caracteres mais variáveis entre as quatro populações de *P. dimidiatus*, foram o comprimento da bula com razão F igual a 28,683 e altura do rosto com valor F igual a 17,131. O comprimento do crânio e o comprimento mandibular estão alocados ao segundo nível de maior variação entre as localidades (razão F variando de 9,784 a 11,488). A largura do rosto, o comprimento pós-

palatal, o comprimento basal, o comprimento da série molar e o comprimento do nasal estão classificados no terceiro nível de variação com a razão F entre 4,153 e 6,885. No quarto e último nível de variação encontram-se a largura do zigomático (F=1,010) e a largura do maxilar (F=1,349).

A diferença no grau de variabilidade nos diferentes caracteres nas quatro populações de *P. dimidiatus*, pode ser melhor observada quando expressa em percentagem, obtida pelo cálculo do componente adicional de variância devido ao efeito das localidades (Tabela 21). A variação total existente nas populações de *P. dimidiatus* foi repartido em componentes intra e interpopulacional. Os resultados para *P. dimidiatus* indicam a existência de um alto percentual de variação intrapopulacional, com contribuições mais elevadas da largura do zigomático (99,94%), largura do maxilar (98,17%), comprimento da série molar (93,60%), comprimento do nasal (85,63%) e comprimento do diástema (85,05%), ao passo que os caracteres que mais variaram entre as populações foram o comprimento da bula (59,52%), altura do rosto (46,21%), comprimento do crânio (36,00%) e comprimento da mandíbula (32,20%).

O resultado da análise de variância multivariada para os 13 caracteres medidos, indica que existe variação significativa entre as quatro populações de *P. dimidiatus* (valor F transformado do Lambda de Wilks igual a 5,041: $P < 0,0001$). Devido ao resultado significativo da análise de variância multivariada, a análise das funções discriminantes

TABELA 21.- Componentes de variância intra e interpopulacional, expressos em percentagem, para 13 caracteres cranianos em Proechimys diadictus do Rio de Janeiro

Caracteres	Componente de Variância (%)	
	Intrapopulacional	Interpopulacional
Comprimento da Série Molar	93,60	6,40
Comprimento da Bula Timpânica	40,48	59,52
Largura do Zigomático	99,94	0,06
Comprimento do Nasal	85,63	14,37
Constricção Interorbital	81,85	18,15
Largura do Rostro	75,98	24,02
Comprimento do Diástema	85,05	14,95
Altura do Rostro	53,79	46,21
Comprimento do Crânio	64,00	36,00
Comprimento Basal	83,17	16,83
Largura do Maxilar	98,17	1,83
Comprimento Pós-palatal	82,30	17,70
Comprimento da Mandíbula	67,80	32,20

foi aplicada para determinar o número de indivíduos corretamente classificados nos seus grupos definidos *a priori*, correspondentes às diferentes localidades.

A análise das funções discriminantes classificou corretamente todos os indivíduos da população de Teresópolis, com probabilidade aproximadamente igual a 1,000, com exceção de dois indivíduos que foram classificados com probabilidades mais baixas (0,515 e 0,641) (Tabela 22a). Apenas dois indivíduos da população de *P. dimidiatus* da Tijuca foram incorretamente classificados (Tabela 22b). Um destes indivíduos foi alocado à população de Parati com probabilidade *a posteriori* de 0,961, sendo o outro indivíduo alocado à população da Ilha Grande com probabilidade de 0,756 (Tabela 22b). Todos os indivíduos da população da Ilha Grande foram corretamente classificados com probabilidade *a posteriori* variando entre 0,601 e 0,985 (Tabela 22c). A população de Parati apresentou o maior número de indivíduos alocados incorretamente pela análise das funções discriminantes (Tabela 22d). Do total de indivíduos da população de Parati, 17 foram corretamente classificados, com probabilidades variando entre 0,574 e 0,981, ao passo que sete indivíduos foram incorretamente classificados. Três destes indivíduos foram alocados à população de Teresópolis ($p=0,570$; $p=0,591$; $p=0,871$), dois à população da Tijuca ($p=0,614$; $p=0,838$) e dois à população da Ilha Grande ($p=0,906$; $p=0,975$).

Os resultados do estudo de classificação dos indivíduos das populações de *P. dimidiatus* do Rio de Janeiro podem ser

TABELA 22a.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de Proechinays dimidiatus de Teresópolis a seu grupo predito

Indivíduos	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Teresópolis				
1	0,972	0,000	0,000	0,028
2	0,882	0,000	0,000	0,118
3	0,932	0,000	0,001	0,067
4	0,999	0,000	0,000	0,001
5	0,863	0,000	0,084	0,053
6	0,994	0,000	0,000	0,006
7	0,947	0,000	0,000	0,052
8	0,515	0,001	0,130	0,354
9	0,997	0,000	0,000	0,003
- 10	0,984	0,000	0,004	0,012
11	0,998	0,000	0,000	0,002
12	0,999	0,000	0,000	0,001
13	0,854	0,000	0,000	0,145
14	0,983	0,000	0,001	0,017
15	0,641	0,006	0,055	0,298
16	0,019	0,003	0,096	0,883

TABELA 22b.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de *Proechimys dimidiatus* da Tijuca a seu grupo predito

Individuos	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Tijuca				
1	0,006	0,004	0,029	0,961
2	0,000	0,986	0,011	0,002
3	0,001	0,988	0,005	0,007
4	0,000	0,846	0,117	0,037
5	0,000	0,886	0,005	0,109
6	0,000	0,968	0,028	0,004
7	0,000	0,985	0,014	0,001
8	0,000	0,998	0,001	0,001
9	0,000	0,996	0,001	0,003
10	0,000	0,870	0,002	0,127
11	0,000	0,994	0,004	0,002
12	0,000	0,636	0,286	0,078
13	0,000	0,993	0,000	0,007
14	0,002	0,192	0,756	0,050
15	0,000	0,997	0,001	0,002
16	0,016	0,596	0,098	0,290
17	0,000	0,714	0,007	0,278
18	0,000	0,910	0,084	0,005
19	0,004	0,924	0,022	0,051
20	0,000	0,998	0,002	0,000
21	0,000	0,979	0,020	0,002
22	0,000	0,884	0,062	0,054
23	0,000	0,991	0,001	0,009
24	0,000	0,996	0,003	0,001

TABELA 22c.- Probabilidade de classificação "a posteriori" de Proechimys dimidiatus da Ilha Grande a seu grupo predito

Individuos	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Ilha Grande				
1	0,000	0,012	0,984	0,003
2	0,002	0,007	0,920	0,071
3	0,002	0,003	0,779	0,216
4	0,013	0,003	0,729	0,256
5	0,003	0,090	0,884	0,023
6	0,000	0,229	0,693	0,078
7	0,000	0,395	0,601	0,004
8	0,003	0,000	0,985	0,012

TABELA 22d.- Probabilidade de classificação " a posteriori" de Proechimys dimidiatus de Parati a seu grupo predito

Indivíduos	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Parati				
1	0,005	0,013	0,003	0,980
2	0,000	0,614	0,022	0,364
3	0,000	0,076	0,018	0,906
4	0,054	0,009	0,000	0,936
5	0,003	0,005	0,010	0,981
6	0,016	0,002	0,139	0,843
7	0,003	0,201	0,003	0,793
8	0,110	0,145	0,179	0,565
9	0,195	0,029	0,109	0,666
10	0,144	0,000	0,025	0,831
11	0,000	0,157	0,000	0,842
12	0,591	0,000	0,000	0,409
13	0,035	0,006	0,004	0,995
14	0,372	0,005	0,002	0,428
15	0,570	0,000	0,002	0,428
16	0,019	0,003	0,096	0,883
17	0,000	0,000	0,975	0,025
18	0,002	0,002	0,906	0,090
19	0,030	0,001	0,006	0,963
20	0,006	0,010	0,192	0,792
21	0,044	0,019	0,032	0,904
22	0,871	0,091	0,035	0,091
23	0,043	0,002	0,011	0,944
24	0,000	0,838	0,015	0,146

melhor visualizados quando expressos em percentagem (Tabela 23). Cem por cento dos indivíduos das populações de Teresópolis e Ilha Grande, 91,25% dos indivíduos da população da Tijuca e 70,83% dos indivíduos da população de Parati foram corretamente classificados.

A análise das variáveis canônicas foi empregada para determinar o padrão de discriminação e ordenação no espaço canônico das quatro populações de *P. dimidiatus*. A variável canônica I separou completamente a população de Teresópolis das populações da Ilha Grande e Tijuca (Figura 8). Os mais altos coeficientes da variável canônica I correspondem aos comprimentos do crânio, da base e do diástema, indicando que estes caracteres são os mais importantes na discriminação destas populações (Tabela 24). A população da Ilha Grande foi separada das demais populações pela variável canônica II (Figura 8). As medidas de comprimento do crânio, diástema, pós-palatal e o comprimento basal são os caracteres que mais contribuem para a discriminação da população de *P. dimidiatus* da Ilha Grande (Tabela 24). A população de *P. dimidiatus* de Parati sobrepõe-se consideravelmente às demais não sendo discriminada pelas variáveis canônicas I e II (Figura 8).

O primeiro componente principal extraído das amostras combinadas de *P. dimidiatus* foi positivamente correlacionado com todos os caracteres cranianos e pode ser interpretado como um eixo de tamanho generalizado (Tabela 25). Os escores do componente principal I foram ainda significativamente

TABELA 23.- Percentagem de classificação "a posteriori" de Proechimys dimidiatus a seus grupos preditos

	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Teresópolis	15 (100%)	0	0	0
Tijuca	0	22 (91,25%)	1 (4,16%)	1 (4,16%)
Ilha Grande	0	0	9 (100%)	0
Parati	3 (12,5%)	2 (8,75%)	2 (8,75%)	17 (70,83%)

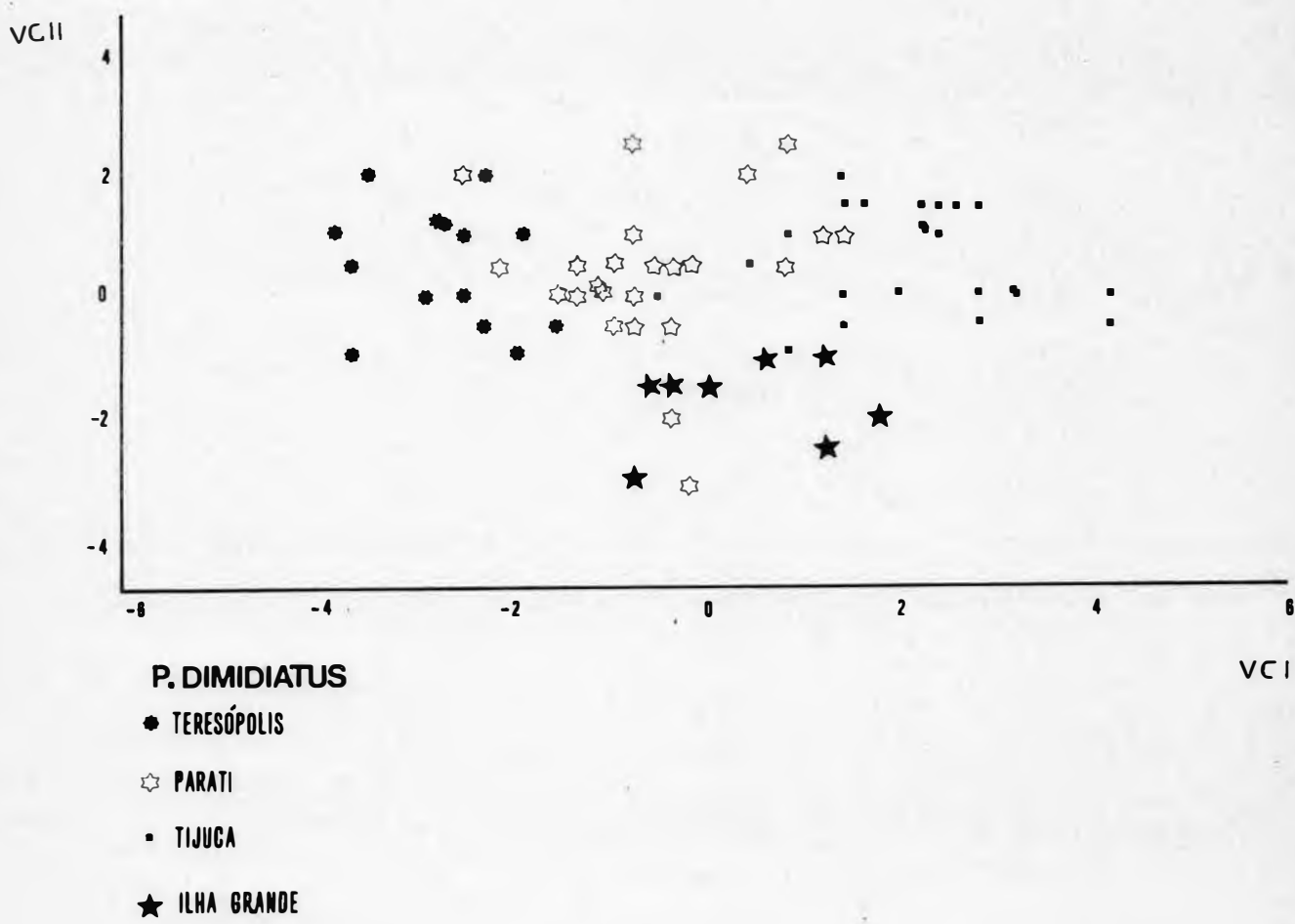
TABELA 24.- Coeficientes canônicos estandardizados de 13 caracteres cranianos em *Proechimys dimidiatus*

Caracteres	VC 1	VC 2
Comprimento da Série Molar	0,013	0,459
Comprimento da Bula Timpânica	0,657	0,370
Largura do Zigomático	-0,448	-0,147
Comprimento do Nasal	-0,760	0,527
Construção Interorbital	0,134	0,390
Largura do Rostro	0,413	0,409
Comprimento do Diástema	0,708	-0,886
Altura do Rostro	0,310	-0,246
Comprimento do Crânio	1,561	-0,960
Comprimento Basal	-1,215	0,813
Largura do Maxilar	-0,117	-0,016
Comprimento Pós-palatal	-0,663	0,836
Comprimento da Mandíbula	0,315	-0,353

TABELA 25.- Coeficientes de correlação entre os 13 caracteres cranianos e os escores do primeiro componente principal para Proechimys diidiatatus

Caracteres	PC 1
Comprimento da Série Molar	0,164
Comprimento da Bula Timpânica	0,466
Largura do Zigomático	0,559
Comprimento do Nasal	0,781
Constricção Interorbital	0,598
Largura do Rostro	0,566
Comprimento do Diástema	0,837
Altura do Rostro	0,758
Comprimento do Crânio	0,976
Comprimento Basal	0,918
Largura do Maxilar	0,419
Comprimento Pós-palatal	0,659
Comprimento da Mandíbula	0,797

Figura 8.- Projeção dos escores individuais de *Proechimys dimidiatus* da primeira e segunda variáveis canônicas



correlacionados com os escores da variável canônica I ($r=0,609$; $P<0,001$), indicando que esta variável também pode ser interpretada como um eixo de tamanho.

A distância morfológica entre as quatro populações de *P. dimidiatus* foi avaliada pela distância Euclidiana no espaço canônico entre os centróides de cada população (Tabela 26). Os resultados mostram que as populações da Tijuca e Teresópolis são as mais diferenciadas morfológicamente, com uma distância Euclidiana de 4,809. As populações de Parati e Ilha Grande apresentam um nível menor de diferenciação morfológica, com distância Euclidiana de 2,625. Os demais pares de populações apresentam níveis semelhantes de diferenciação, com distância Euclidiana de aproximadamente 3,000, exceto para a população da Ilha Grande e Teresópolis que possuem distância Euclidiana igual a 3,963.

As distâncias morfológicas e distâncias geográficas entre as populações de *P. dimidiatus*, mostradas na Tabela 26, sugerem não existir correlação entre diferenciação morfológica e distância geográfica, pois as populações da Tijuca e de Teresópolis, com uma das menores distâncias geográficas, são as mais diferenciadas morfológicamente. O teste Z normalizado de Mantel confirma que não há correlação estatisticamente significativa entre as distâncias morfológicas e as distâncias geográficas entre as populações de *P. dimidiatus* ($r=-0,267$; $P=0,254$).

TABELA 26.- Distância morfológica e geográfica para as quatro populações de Proechimys dimidiatus

Localidades	Teresópolis	Tijuca	Ilha Grande	Parati
Teresópolis	—	4,809	3,963	2,727
Tijuca	68,000	—	2,853	2,932
Ilha Grande	149,600	100,000	—	2,625
Parati	200,000	154,400	56,000	—

Os valores acima da diagonal correspondem a distância morfológica (Distância de Mahalanobis) e os valores abaixo da diagonal correspondem a distância geográfica em quilômetros

IV. DISCUSSÃO

Componente Intrapopulacional de Variação Craniana

Dimorfismo Sexual em *Proechimys dimidiatus*

Pouco se conhece sobre a extensão do dimorfismo sexual no gênero *Proechimys*. Os únicos estudos referentes ao dimorfismo sexual restringem-se ao subgênero *Proechimys*, incluindo *P. guyannensis* e *P. brevicauda*. Em *P. guyannensis*, o componente de variância atribuído ao sexo, analisado em três caracteres cranianos mostrou que, virtualmente, nenhuma variação pode ser atribuída a diferenças sexuais nesta espécie (Straney, 1978). Resultados semelhantes foram obtidos para *P. brevicauda*, onde o componente de variação devido ao sexo analisado em 23 caracteres morfológicos (cranianos e corporais), revelou a não existência de dimorfismo sexual nesta espécie (Patton e Rogers, 1983). Dimorfismo sexual estatisticamente significativo foi detectado para poucos caracteres cranianos nos indivíduos de *P. dimidiatus* das populações de Teresópolis e Tijuca analisadas em nosso estudo. No entanto, nenhuma diferença foi detectada entre machos e fêmeas da população de Parati. Estes resultados reforçam a hipótese de que o dimorfismo sexual em *Proechimys* é relativamente baixo quando comparado a outros grupos de roedores (Chesser, 1983; Patterson e Heaney, 1987; Patton e Brylski, 1987) ou a outros grupos de mamíferos (Ralls, 1977; Willig et al., 1986; Schmidly e Read, 1986; Wiig, 1989).

Nossos resultados indicaram ainda que, apesar de baixo, o dimorfismo sexual varia geograficamente. O dimorfismo sexual é comum em determinados grupos de roedores. Todavia, as causas e consequências da variação geográfica do dimorfismo sexual são ainda pouco compreendidas. Em estudo recente sobre a variação no tamanho do corpo em populações do roedor *Thomomys bottae*, Patton e Brylski (1987) examinaram a variação geográfica no dimorfismo sexual e elucidaram suas possíveis causas. Neste estudo, Patton e Brylski (1987) demonstraram experimentalmente que a variação no dimorfismo sexual pode estar relacionada com o aumento no tamanho do corpo dos machos na população, sendo este aumento uma resposta às diferenças em qualidade do ambiente, em termos nutricionais, habitado por esses roedores. O estudo de Patton e Brylski (1987) demonstra que a inferência sobre as possíveis causas da variação observada no dimorfismo sexual podem ser elucidadas com um enfoque experimental. Mecanismos semelhantes aos encontrados para *T. bottae* poderiam estar causando a variação geográfica no dimorfismo sexual em *P. dimidiatus*. No entanto, seriam necessários experimentos para determinar as reais causas da variação geográfica no dimorfismo sexual em *P. dimidiatus*.

Variação Etária em *Proechimys iheringi*

A variação nos caracteres cranianos entre as diferentes classes etárias em *Proechimys* tem sido considerada alta

mesmo entre indivíduos adultos (Straney, 1978; Patton e Rogers, 1983). Este fenômeno pode ser explicado, em parte, porque o crescimento craniano em *Proechimys*, como na maioria dos roedores, é indeterminado, ou seja, mesmo depois de atingir a idade adulta os indivíduos continuam crescendo (Schliter, 1978; Swanepoel et al., 1979). Este fato torna necessário o estabelecimento de classes etárias baseadas no padrão de erupção e desgaste dentário para que, nos estudos de variação geográfica, somente indivíduos pertencentes a uma mesma classe etária sejam comparados em diferentes populações. Uma forma de minimizar a fonte de variação introduzida pelo contínuo aumento de tamanho do crânio em indivíduos adultos no estudo de diferenciação geográfica, seria utilizar indivíduos pertencentes a uma mesma classe de idade. No entanto, as coleções existentes em museus raramente são completas o bastante para que somente uma determinada classe etária de indivíduos adultos seja analisada, o que eliminaria a fonte de variação devido a idade. Desta forma, para aumentar o tamanho da amostra, costuma-se utilizar classes combinadas de indivíduos adultos pelo critério de erupção e desgaste dentário. Entretanto, este procedimento incorpora à análise uma fonte de variação adicional, gerando um componente intrapopulacional de variância, isto é, aquele devido às diferenças nos caracteres dos indivíduos adultos pertencentes às diferentes classes etárias (Patton e Rogers, 1983).

Uma maneira de avaliar a quantidade de variação

intrapopulacional devido a idade é repartir a variância nos caracteres em termos do componente etário sob a forma de percentagem (Straney, 1978; Sokal e Rohlf, 1981; Leamy, 1983). Este tipo de análise foi utilizada para avaliar a contribuição da idade na variabilidade craniana intrapopulacional em indivíduos adultos de cinco gêneros de mamíferos incluindo *Proechimys* (Straney, 1978). O componente etário de variação craniana foi mínimo em *Felis pardalis* (1,72%), intermediário em *Conepatus chinga* (16,24%) e mais elevado entre os gêneros de roedores, com uma média de 31,58%. Todavia, a contribuição da idade na variação craniana em *P. guyannensis* foi muito elevada (74,83%) quando comparada aos demais gêneros de mamíferos analisados (Straney, 1978).

Patton e Rogers (1983) realizaram dois tipos de análises para avaliar a contribuição da idade na variação morfológica (crânio e corpo) de *P. brevicauda*. Na primeira análise, utilizaram classes de idade combinadas de um a 10, onde encontraram, como de esperado, um elevado componente etário de variação (80% em média) e, uma segunda análise, empregando apenas a combinação de classes adultas (8-9-10), desta vez obtendo um percentual médio de contribuição etária igual a 24.50%.

As estimativas do componente etário de variação craniana obtidas para classes de indivíduos adultos de *P. guyannensis* (Straney, 1978) e *P. brevicauda* (Patton e Rogers, 1983) foram consideradas altas, levando Patton e Rogers (1983) a sugerir que existe um elevado componente

etário de variação craniana entre as classes de adultos, tornando questionável o emprego de caracteres cranianos tradicionalmente utilizados em sistemática quando aplicados ao gênero *Proechimys*. Todavia, o elevado componente etário de variação craniana encontrado por Straney (1978) para *P. guyannensis* pode não estar refletindo apenas a contribuição da idade, pois Straney admite que, provavelmente, mais de uma espécie de *Proechimys* estava presente em sua amostra, adicionando à sua análise uma outra fonte de variação onde, em princípio, estimava-se apenas a contribuição da idade.

Devido ao pequeno número de indivíduos nas populações de *P. iheringi* e *P. dimidiatus* analisadas em nosso estudo, e pelo fato das diferentes classes etárias de adultos (8-10) não estarem devidamente representadas na maioria das amostras, nossa análise da contribuição da idade para a variação craniana foi restrita à população de *P. iheringi* de Santa Tereza (ES), por ser a única onde as três classes etárias adultas estavam representadas, ainda que com um número reduzido de indivíduos. Esta pequena amostra permitiu somente a estimativa do componente de variância devido à idade para a largura do zigomático (1,77%), comprimento do crânio (5,40%) e altura do rosto (26,54%). O valor do componente etário de variância considerado alto por Patton e Rogers (1983) para *P. brevicauda* (24,50%) não parece ser tão elevado quando comparado com o resultado obtido para outros gêneros de roedores: *Liomys irroratus* (31,10%), *L. salvini* (31,45%), *L. pictus* (34,69%) e *Nyctomys sumichrasti*

(29,06%), embora possa ser considerado alto quando comparado com os carnívoros *F. pardalis* (1,72%) e *C. chinga* (16,24) (Straney, 1978).

O valor do componente etário de variância que estimamos para a altura do rosto em *P. iheringi* (26,54%) foi semelhante ao encontrado por Patton e Rogers (1983) para *P. brevicauda* (22,90%). Todavia, nossas estimativas para os demais caracteres diferiram, pois Patton e Rogers (1983) estimaram um componente etário de variação para o comprimento do crânio de 28,40% e de 23,50% para a largura do zigomático. Nossos resultados devem ser vistos com cautela, pois analisamos apenas nove indivíduos de *P. iheringi*, ao passo que Patton e Rogers (1983) utilizaram uma amostra consideravelmente maior, com 173 indivíduos de *P. brevicauda*. Mesmo com a utilização de uma amostra limitada, nossas estimativas do componente etário de variação aproximaram-se mais em magnitude das obtidas por Patton e Rogers (1983) do que aos 74,83% encontrada por Straney (1978).

Se por um lado, quando comparado com outros gêneros de roedores, o componente etário de variação em *Proechimys* não é elevado, ao contrário do que sugeriram Patton e Rogers (1983), por outro, a presença deste componente etário de variação craniana pode dificultar a análise de diferenciação entre os taxa. Assim, Patton e Rogers (1983) demonstraram que utilizando classes combinadas de adultos (8-10), 71,30% de indivíduos de *P. brevicauda* foram alocados corretamente pela análise das funções discriminantes a seu grupo definido

a priori, ao passo que, quando foram utilizadas classes de idades separadas, a percentagem de classificação correta foi elevada para quase 100%. Este resultado indica que, realmente, o componente etário de variação craniana pode confundir a análise de discriminação entre os taxa.

Variação Geográfica em *Proechimys iheringi* e *P. dimidiatus*

Em seu estudo de diferenciação geográfica em *P. iheringi*, Moojen (1948) observou que a variação dos caracteres morfológicos nesta espécie apresentava um caráter clinal. Assim, ao avaliar as diferenças entre os caracteres cranianos nas populações de *P. iheringi*, Moojen (1948) detectou um aumento no número de dobras dos dentes molariformes no sentido norte-sul. Desta forma, a população com distribuição mais a sudeste (Ilha de São Sebastião, SP), apresentava três dobras nos molares superiores na maioria dos exemplares jovens, as quais desapareciam rapidamente com o desgaste. Nesta população todos os molares inferiores tinham duas dobras ou, raramente, uma dobra no terceiro molar. Na população da Fazenda Boa Fé em Teresópolis (RJ), localizada mais ao norte, os indivíduos apresentavam duas dobras nos molares superiores. Já na população da Floresta da Caixa D'água em Santa Tereza (ES), geograficamente bem afastada de Teresópolis (RJ), os indivíduos apresentaram duas dobras coalescidas e, em 40% dos espécimes examinados, o terceiro molar superior apresentou apenas uma dobra. Ainda

nesta população, 60% dos espécimes possuíam somente uma dobra no terceiro molar inferior. Na população de Campinho (ES) localizada a 100 quilômetros de Santa Tereza, 20% dos espécimes possuíam apenas uma dobra no terceiro molar superior e 80% dos exemplares examinados tinham apenas uma dobra no terceiro molar inferior. Por outro lado, na população da Bahia que ocorre 200 quilômetros ao norte da localidade de Campinho, a redução no número de dobras dos dentes molares foi mais elevada. Nesta população o quarto pré-molar possuía duas dobras e todos os molares apenas uma.

Nossas análises demonstraram que a variação nos caracteres cranianos das populações de *P. iheringi* também é clinal, pois em 11 dos 13 caracteres medidos notou-se um aumento no tamanho do crânio no sentido norte-sul, havendo ainda diferenciação estatisticamente significativa para todos os caracteres entre as localidades analisadas.

A diferenciação em *P. iheringi* nas localidades analisadas não ocorreu de forma homogênea, como determinou o teste a posteriori de Tukey, uma vez que não houve um padrão consistente de variação entre as localidades. A heterogeneidade detectada no padrão de diferenciação dos caracteres entre as localidades é comumente encontrada neste tipo de estudo (Baker et al., 1978; Baker, 1980; Macedo e Mares, 1987), tornando difícil determinar de que maneira a variação está estruturada nestas populações. Apesar da heterogeneidade no padrão de diferenciação em cada caráter entre as localidades de *P. iheringi*, as análises multivariadas trataram simultaneamente a variação nos

caracteres produzindo uma ordenação das amostras de *P. iheringi* no espaço canônico congruente com suas posições geográficas.

Assim, a análise das funções discriminantes evidenciou a existência de diferenciação entre as localidades pois, em média, 97,78% dos indivíduos de *P. iheringi* foram corretamente alocados a seus grupos preditos. A diferenciação geográfica em *P. iheringi* pode ser ainda visualizada na dispersão dos escores individuais no espaço das variáveis canônicas. A distribuição dos escores individuais das populações de *P. iheringi* ao longo da variável canônica I confirmou a variação clinal observada nos valores das médias, uma vez que as populações estão ordenadas segundo um eixo de aumento de tamanho, com a população da Bahia ocupando um dos extremos e as populações do Espírito Santo e Rio de Janeiro ocupando o extremo oposto do espaço das variáveis canônicas, congruente com a distribuição geográfica das populações.

As populações de *P. iheringi* diferiram essencialmente em medidas de comprimento do diástema, do crânio e do nasal, sendo que estes dois últimos caracteres apresentaram valores elevados do componente de variação interpopulacional. É interessante notar que Moojen (1948) já havia assinalado o nasal como sendo um caráter importante na diferenciação entre as populações de *P. iheringi*.

A variação craniana clinal detectada neste estudo foi semelhante, em direção, ao cline observado por Moojen no

número de dobras dos dentes molariformes, isto é, tanto o tamanho do crânio quanto o número de dobras dos dentes molariformes aumentam no sentido norte-sul. Os estudos qualitativos de Moojen (1948) sobre a variação morfológica em *P. iheringi*, somadas às nossas análises quantitativas de variação craniana indicaram que a variação morfológica em *P. iheringi* está geograficamente estruturada na forma de um cline. Além da existência de uma estrutura geográfica clinal na variação morfológica em *P. iheringi*, foi demonstrado em nosso estudo que a diferenciação nas populações de *P. iheringi* está estatisticamente correlacionada com a distância geográfica, como já havia sido sugerido por Moojen (1948) em bases qualitativas.

Moojen (1948) atribuiu a variação clinal do número de dobras nos dentes molariformes de *P. iheringi* à variação na umidade. Geralmente, a variação morfológica estruturada em cline tem sido correlacionada com a variação em parâmetros ambientais (Baker et al., 1978; Lindsay, 1987; Owen, 1989). No entanto, nos estudos onde a variação clinal em caracteres morfológicos era tradicionalmente explicada por correlação com variáveis ambientais foi demonstrado que, na verdade, a variação clinal possuía correlação mais elevada com a variação no tamanho dos itens alimentares (Lindsay, 1986; Humphrey e Setzer, 1989). Estes estudos foram principalmente baseados em análises de correlação que não necessariamente implicam em causa e efeito.

O cline nos caracteres cranianos em *P. iheringi* observado em nosso estudo, segue na mesma direção do cline

dental observado por Moojen (1948) e, portanto, poderia ser explicado pela variação na umidade, com sugerido por Moojen (1948) para o cline dental em *P. iheringi*. Todavia, estudos recentes têm demonstrado que nem sempre a variação clinal pode ser explicada por parâmetros ambientais, sendo que fatores intrínsecos à biologia dos organismos como, por exemplo, a natureza dos itens alimentares pode estar determinando a variação de caráter clinal (Lindsay, 1986; Patton e Brylski, 1987; Humphrey e Setzer, 1989). Assim, preferimos discutir a variação clinal observada em *P. iheringi* no contexto de diferenciação infraespecífica e da aplicação do conceito de subespécie.

Moojen (1948) baseou-se na estrutura geográfica em forma de cline, observada para as populações de *P. iheringi*, para definir seis novas subespécies. As subespécies de *P. iheringi* consideradas por Moojen (1948) foram as seguintes: *Proechimys iheringi iheringi* Thomas sendo a subespécie com distribuição mais ao sul, no litoral de São Paulo; *P. iheringi bonafidei* Moojen, da Fazenda Boa Fé em Teresópolis, RJ; *P. iheringi gratiosus* Moojen de Caixa D'água, Santa Tereza, ES; *P. iheringi paratus* Moojen de Capela de São Bras, Santa Tereza ES; *P. iheringi panema* Moojen de Campinho ES e *P. iheringi denigratus* Moojen de Itabuna, Bahia (Figura 2).

O procedimento adotado por Moojen (1948) ao aplicar o conceito de subespécies a populações de uma espécie com variação clinal era comumente utilizado em taxonomia e

sistemática (Mayr, 1982). Entretanto, a partir da década de cinquenta o emprego da categoria de subespécie tem sido questionado, especialmente, quando aplicado à variação infraespecífica de natureza clinal (Barrowclough, 1982). O maior problema em se descrever unidades infraespecíficas baseado em observação de variação clinal é que o limite de cada subespécie é arbitrário dada a natureza contínua da variação expressa em um cline (Baker et al., 1978; Barrowclough, 1982; Poss e Miller, 1983; Schaeffer e Cavender, 1986; Smith e Patton, 1988). Na verdade, é relativamente comum encontrar variação de natureza clinal em estudos quantitativos de peixes (e. g. Poss e Miller, 1983; Schaeffer e Cavender, 1986), aves (e. g. Johnston e Selander, 1964; Power, 1970; Baker, 1980; Power e Ainley, 1986) e mamíferos (e. g. Baker et al., 1978; Lindsay, 1986; 1987). Entretanto, na maioria destes trabalhos os autores têm evitado aplicar a nomenclatura trinomial, pois a preocupação principal no estudo da variação geográfica seria compreender os mecanismos envolvidos na diferenciação (Barrowclough, 1982; Smith e Patton, 1988), sendo que a descrição de subespécies deveria ser corolário do estudo detalhado da variação geográfica (Barrowclough, 1982). Barrowclough (1982) em sua análise sobre a aplicação do conceito de subespécie em sistemática e biologia evolutiva sugeriu que: "Rather, we need to look for a concordance of geographically varying characters that do not simply form clines. More realistically, we must look for a pattern of contiguous geographical samples occupying regions of

multivariate character space distinct from the regions occupied by other geographical samples".

O enfoque de Barrowclough (1982) sobre o problema da aplicação do conceito de subespécies foi recentemente elaborado por Smith e Patton (1988) num estudo de diferenciação geográfica no roedor *Thomomys bottae*. Neste estudo, Smith e Patton (1988) reduziram de 11 para três o número de subespécies de *T. bottae*, pois foram apenas consideradas como subespécies aquelas populações que possuíam padrões concordantes de variação morfológica e genética, sendo esta a base para definição de unidades geográficas evolutivas.

Dentro desta recente formulação da conceituação de subespécie, a aplicação da nomenclatura trinomial baseada puramente em variação clinal tem sido evitada. Assim, as subespécies de *P. iheringi* definidas por Moojen podem não possuir valor biológico. Todavia, é interessante ressaltar a importância de se observar a variação entre diferentes populações, para que a natureza da variação possa ser descrita e avaliada, uma vez que este é o primeiro passo no processo de reconhecimento de unidades evolutivas infraespecíficas (Barrowclough, 1982; Zusi, 1982; Futuyma, 1988). Todavia, a nomenclatura trinomial deveria ser aplicada somente a populações onde a congruência de diferentes grupos de caracteres (morfológicos, genéticos, etc.) demonstrem a existência de unidades evolutivas independentes.

Ao contrário do observado para *P. iheringi*, os estudos de Moojen (1948) em *P. dimidiatus* revelaram que as amostras analisadas desta espécie eram morfologicamente uniformes. Desta forma, *P. dimidiatus* foi considerada espécie monotípica por Moojen. Todavia, nossas análises estatísticas demonstraram a existência de diferenciação entre as populações de *P. dimidiatus* analisadas, visto que, com exceção da largura do zigomático e largura do maxilar, todos os caracteres cranianos diferiram significativamente entre as localidades. Como em *P. iheringi*, o teste a posteriori de Tukey não produziu um padrão consistente de diferenciação entre as localidades de *P. dimidiatus*. A estruturação da variação entre as localidades apresentou-se mais complexa entre as populações de *P. dimidiatus*, pois enquanto em *P. iheringi* foi possível discernir quatro padrões de diferenciação entre as localidades, em *P. dimidiatus* somente dois padrões foram detectados, sendo que os demais caracteres variaram de forma singular entre as localidades.

A despeito dos resultados singulares encontrados para a maior parte dos caracteres na análise univariada, evidenciada pelo teste a posteriori de Tukey, a análise das funções discriminantes alocou corretamente todos os indivíduos da população de Teresópolis e Ilha Grande às suas localidades preditas, 91,25% dos indivíduos da população da Tijuca e, com percentagem mais baixa (70,85%), os indivíduos da população de Parati. Esta população foi a que apresentou a mais baixa percentagem de indivíduos corretamente alocados, além de ser também a única que apresentou

indivíduos erroneamente alocados a todas as outras populações.

O complexo padrão de variação detectado pelo teste de Tukey para a maioria dos caracteres cranianos, pode ser melhor compreendido quando empregamos a análise de variáveis canônicas que resumiu a variação nos 13 caracteres simultaneamente. Esta análise indicou que as populações de Teresópolis, Tijuca e Ilha Grande não se sobrepõem no espaço das variáveis canônicas. Todavia, a população de Parati mostrou-se bastante variável morfologicamente, como já indicado pelo resultado da análise das funções discriminantes, pois os escores individuais desta população sobrepuseram-se parcialmente aos escores das três outras populações de *P. dimidiatus*. É difícil no momento explicar a natureza da variação morfológica na população de Parati, pois esta população é monomórfica em relação ao sexo e somente indivíduos adultos das classes 8-10 foram analisados, como nas demais populações.

Os escores individuais de cada população de *P. dimidiatus* foram ordenados ao longo da variável canônica I, mostrando um aumento de tamanho geral do crânio. Todavia, o aumento nas dimensões cranianas de *P. dimidiatus* não está estruturado geograficamente na forma de um cline como em *P. iheringi*, pois o aumento ocorreu no sentido Teresópolis - Parati - Ilha Grande - Tijuca. Esta tendência na variação multidimensional pode também ser observada nos valores médios dos caracteres cranianos, excetuando as medidas de

largura, mostrando assim que as medidas de comprimento foram as responsáveis pela diferenciação entre as populações. A análise dos componentes de variância mostrou ainda que o comprimento da bula e altura do rosto apresentaram alta percentagem de variação entre as localidades de *P. dimidiatus*.

Ao contrário do observado para *P. iheringi*, a diferenciação craniana em *P. dimidiatus* não está correlacionada com as maiores distâncias geográficas, como demonstrado pelo teste Z de Mantel. Assim, nossas análises sugerem que a diferenciação nestas duas espécies ocorreu de forma diferente, pois enquanto a variação é clinal em *P. iheringi*, em *P. dimidiatus* a variação não está geograficamente estruturada.

Nossos resultados mostraram que os métodos da morfometria multivariada puderam ser empregados com êxito no estudo de diferenciação infraespecífica em *Proechimys* ao contrário do que sugeriu Patton (1986). É interessante notar ainda que os métodos empregados em nosso estudo detectaram diferenciação em *P. dimidiatus* entre populações cujas localidades de coleta são relativamente próximas. Patton (1986) sugeriu que os métodos da morfometria multivariada seriam de pouca utilidade na sistemática infraespecífica do gênero *Proechimys* pois suas análises demonstraram que a utilização de classes etárias combinadas reduziram o poder de discriminação dos indivíduos a seus grupos preditos em aproximadamente 25% (Patton e Rogers, 1983). Todavia, em nossas análises empregamos classes combinadas de indivíduos

adultos como no estudo de Patton e Rogers (1983) e obtivemos percentagens de classificação corretas de aproximadamente 100% em todos os casos, exceto para a população de Parati. Patton (1986) sugeriu ainda que a utilização de classes combinadas "obscures any geographic patterns and species differences". Todavia, nossos resultados demonstraram que foi possível observar diferenciação infraespecífica, mesmo com a utilização de classes etárias combinadas. Desta forma, tornou-se evidente que a utilização de métodos da morfometria multivariada poderá ser útil no estudo da sistemática e evolução infraespecífica no gênero *Proechimys*.

adultos como no estudo de Patton e Rogers (1983) e obtivemos percentagens de classificação corretas de aproximadamente 100% em todos os casos, exceto para a população de Parati. Patton (1986) sugeriu ainda que a utilização de classes combinadas "obscures any geographic patterns and species differences". Todavia, nossos resultados demonstraram que foi possível observar diferenciação infraespecífica, mesmo com a utilização de classes etárias combinadas. Desta forma, tornou-se evidente que a utilização de métodos da morfometria multivariada poderá ser útil no estudo da sistemática e evolução infraespecífica no gênero *Proechimys*.

V. CONCLUSÕES

1. Os métodos da morfometria multivariada foram úteis no estudo de variação geográfica em *Proechimys iheringi* e *Proechimys dimidiatus* pois foi possível delinear padrões de diferenciação infraespecífica nestas espécies.
2. A maior parte dos caracteres cranianos não diferiram estatisticamente entre machos e fêmeas nas populações de Teresópolis e Tijuca, a população de Parati não apresentou dimorfismo sexual estatisticamente significativo. Assim, o dimorfismo sexual, apesar de baixo, varia geograficamente. Existe um componente etário de variação entre as três classes etárias de adultos analisadas. Tanto o dimorfismo sexual quanto a variação etária não foram acentuadas o bastante para obscurecer padrões de variação geográfica.
3. Todos os caracteres cranianos aumentaram significativamente nas populações de *P. iheringi* no sentido norte-sul (Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro). A variação nos caracteres morfométricos do crânio apresenta o mesmo sentido do cline dental e da pelagem observado por Moojen (1948).
4. Existe correlação estatisticamente significativa entre as distâncias morfológicas e as distâncias geográficas

nas populações de *P. iheringi* indicando que quanto mais distanciadas geograficamente, mais diferenciadas morfologicamente são as populações.

5. Ao contrário do observado por Moojen (1948), *P. dimidiatus* não é morfologicamente uniforme, pois a maioria dos caracteres cranianos variou significativamente nas populações amostradas no Rio de Janeiro. A diferenciação entre as populações de *P. dimidiatus* foi ainda evidenciada pelas análises multivariadas que demonstraram que, com exceção da população de Parati, as demais populações foram morfologicamente discriminadas. A diferenciação entre as populações de *P. dimidiatus* não aumenta com a distância geográfica como evidenciado pela correlação não-significativa entre distância morfológica e distância geográfica.

VI. RESUMO

O gênero Proechimys é um dos grupos mais diversificados entre os roedores neotropicais, e também um dos mais provavelmente compreendidos em termos taxonômicos. Este gênero foi subdividido por Moojen (1948) em dois subgêneros com base no comprimento da dobra principal dos dentes molariformes: o subgênero Proechimys cuja dobra estende-se somente até a metade da superfície de oclusão dos dentes molariformes e o subgênero Trinomys com a dobra principal atravessando transversalmente toda a superfície de oclusão dos dentes molariformes. Os dois subgêneros estão separados por uma importante barreira geográfica que começa no litoral nordeste do Brasil e se estende para o sul e sudeste acompanhando o Rio São Francisco. Assim, Trinomys ocorre no leste do Brasil ao passo que Proechimys possui ampla distribuição, começando no Paraguai estendendo-se pelo Brasil para o norte incluindo o centro e o nordeste, e a América Central. A maior parte dos estudos realizados tem enfocado apenas variação específica para o subgênero Proechimys, sendo que o único trabalho em que se analisou variação infraespecífica em Proechimys e Trinomys foi o estudo clássico de Moojen (1948) sobre especiação em Proechimys. O objetivo do nosso estudo foi analisar variação intrapopulacional (dimorfismo sexual e variação etária) e diferenciação infraespecífica em duas espécies do subgênero Trinomys: Proechimys (Trinomys) iheringi com seis subespécies descritas e Proechimys (Trinomys) dimidiatus considerada monotípica por Moojen (1948). Foram medidos 13 caracteres cranianos em indivíduos adultos de três populações de P. iheringi (Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro) e quatro populações de P. dimidiatus (Teresópolis, Tijuca, Ilha Grande e Parati) depositados na coleção do Museu Nacional, RJ. O dimorfismo sexual foi analisado para três populações de P. dimidiatus demonstrando que, em média, os machos são maiores do que as fêmeas embora poucos caracteres cranianos diferissem significativamente ($P < 0,05$). Esta análise mostrou também que o dimorfismo sexual apesar de baixo varia geograficamente. O componente etário de variação foi calculado somente para três caracteres de P. iheringi e variou de 1,77% a 26,45%. Os resultados da análise de variância mostraram que os 13 caracteres medidos diferiram significativamente ($P < 0,05$) entre as populações de P. iheringi. A maior parte dos indivíduos de P. iheringi foi corretamente classificada às suas localidades pela análise das funções discriminantes. A análise das variáveis canônicas discriminou as populações de P. iheringi da Bahia e Espírito Santo ao longo da variável canônica I, ao passo que a variável canônica II separou quase completamente as do Rio de Janeiro e Espírito Santo. As três populações foram ordenadas ao longo da variável canônica I em um sentido semelhante ao cline geográfico observado por Moojen. O teste χ^2 de Mantel foi aplicado às matrizes de distâncias geográficas e distâncias morfológicas entre as populações de P. iheringi e demonstrou existir uma correlação significativa ($P < 0,05$) entre a diferenciação morfológica e a distância geográfica. Os resultados da análise de variância para as quatro populações de P. dimidiatus mostraram que 10 dos 13 caracteres medidos diferiram significativamente ($P < 0,05$). Cem por cento dos indivíduos de Teresópolis e da Ilha Grande, 92% da Tijuca e 76% de Parati foram corretamente classificados pela análise das funções discriminantes. As populações de Teresópolis, Tijuca e Parati estão ordenadas ao longo da variável canônica I, sendo que as populações de Teresópolis e Tijuca foram completamente discriminadas. A variável canônica II discriminou completamente a população da Ilha Grande das de Teresópolis e Tijuca. A população de Parati foi a mais diversificada morfológicamente, sobrepondo-se às demais populações. A comparação entre as matrizes de distâncias morfológicas e geográficas mostrou que não há correlação significativa entre diferenciação morfológica e a distância geográfica entre as populações de P. dimidiatus. Os resultados deste estudo corroboram a análise de Moojen (1948) sobre a magnitude da variação em P. iheringi e demonstram ainda a existência de variação geográfica em P. dimidiatus. Nossos resultados mostraram, assim, que o padrão de diferenciação nas duas espécies é diferente, pois enquanto em P. iheringi a variação apresenta um cline geográfico, a variação em P. dimidiatus não está geograficamente estruturada.

VII. ABSTRACT

The genus Proechimys is one of the most diversified groups among the neotropical rodents, and also one of the most poorly understood. This genus was subdivided by Moojen (1948) into two subgenera, namely the subgenus Proechimys and the subgenus Trinomys on the basis of the length of the main fold in the molariform teeth. The objective of this study was to analyze variation within populations (sexual dimorphism and age variation) and infraspecific differentiation in two species of the subgenus Trinomys: Proechimys (Trinomys) iheringi with six described subspecies and Proechimys (Trinomys) dimidiatus. The latter species is considered to be monotypic. Thirteen cranial measurements were taken from three populations of P. iheringi and four populations of P. dimidiatus. The specimens examined in this study are housed at the Museu Nacional, RJ. Sexual dimorphism was analyzed in three populations of P. dimidiatus, and males were found to be always larger than females, although few characters were statistically significant. This analysis also showed that sexual dimorphism varies geographically. Analysis of variance showed that populations of P. iheringi differed significantly ($P < 0.05$) in all 13 cranial characters. Discriminant function analysis correctly classified most individuals of P. iheringi to their groups defined "a priori". Canonical variates analysis discriminated the populations from Bahia and Espírito Santo along canonical variate I, whereas canonical variate II separated almost completely the populations from Rio de Janeiro and Espírito Santo. The three populations were ordinated along a cline of increasing cranial size similar to that found by Moojen (1948) for dental characters. Mantel's Z test demonstrated a significant positive correlation between morphologic and geographic distance among the P. iheringi populations. In P. dimidiatus 10 cranial characters differed significantly ($P < 0.05$) by an analysis of variance. Discrimination between populations of P. dimidiatus from Teresópolis and Ilha Grande was complete (100%), whereas populations from Tijuca and Parati had 92% and 76% of correct classification, respectively. The populations from Tijuca and Teresópolis were unambiguously discriminated along canonical variate I, whereas the population from Ilha Grande was completely separated from the population from Teresópolis and Tijuca along canonical variate II. The population from Parati is morphologically diverse and overlaps morphologically with the remaining populations. A nonsignificant correlation was found for geographic and morphologic distance for P. dimidiatus. Our results corroborate Moojen's findings on geographic differentiation for P. iheringi. On the other hand, we detected geographic variation for populations of P. dimidiatus not reported by Moojen (1948). The pattern of differentiation in the two species appear to be different, since variation in P. iheringi is clinal whereas there seems to be no geographic pattern to the variation observed for P. dimidiatus.

VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, S. & JONES, J. K. 1967. Recent mammals of the world. Ronald Press, N.Y. VI + 329.
- ALHO, C. J. 1982. Brazilian rodents: their habitats and habits. Pp. 143-166, in Mammalian biology in South America (M. A. Mares and H. H. Genoways, eds.) Spec. Publ., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania, 6:1-539.
- BAKER, A. J., PETERSON, R. L., EGER, J. L. & MANNING, T. H. 1978. Statistical analysis of geographic variation in the skull of the arctic hare *Lepus arcticus*. *Can. J. Zool.* 56:2067-2082.
- BAKER, A. J. 1980. Morphometric differentiation in New Zealand populations of the house-sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution*, 34:638-653.
- BARROWCLOUGH, G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *Auk*, 99:601-603.
- CHESSER, R. K. 1983. Cranial variation among populations of the black-tailed prairie dog in New Mexico. *Occas. Papers Mus. Texas Tech Univ.* 49:1-25.
- DIDIER, R. 1962. Note sur l'os penien de quelques rongeurs de l'Amérique du Sud. *Mammalia* 26:408-430.
- ELLERMAN, J. R. 1940. The families and genera of living rodents. Vol. 1, Rodents other than Muridae. British Museum (Natural History). XXVI + 689.
- FUTUYMA, D. J. 1988. Evolutionary biology. 2nd. ed. Sinauer,

Sunderland. VII + 567.

HARRIS, R. J. 1975. A primer of multivariate statistics. Academic Press, N.Y. V + 332.

HERSHKOVITZ, P. 1948. Mammals of northern Colombia preliminary report no. 2: Spiny rats (Echimyidae) with supplemental notes on related forms. *Proc. U.S. Nat. Museum*. 97:125-140.

HERSHKOVITZ, P. 1972. The recent mammals of the neotropical region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 315-380, in *Evolution, mammals, and southern continents*. K. Allen (eds.), State University of New York Press, Albany. IX + 535.

HUMPHRIES, J. M., BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., SMITH, G. R., ELDER, R. L. & POSS, S. G. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.* 30:291-308.

HUMPHREY, S. R. & SETZER, H. W. 1989. Geographic variation and taxonomic revision of mink (*Mustela vison*) in Florida. *J. Mamm.* 70:241-252.

JOHNSTON, R. F. & SELANDER, R. K. 1964. House sparrows: Rapid evolution of races in North America. *Science*, 144:548-550.

LEAMY, L. 1983. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in random-bred house mice. *J. Mamm.* 64:55-61.

LINDSAY, S. L. 1986. Geographic size variation in *Tamiasciurus douglasii*: Significance in relation to

- conifer cone morphology. *J. Mamm.* 67:317-325.
- LINDSAY, S. L. 1987. Geographic size and non-size variation in rocky mountain *Tamiasciurus hudsonicus*: Significance in relation to Allen's rule and vicariant biogeography. *J. Mamm.* 68:39-48.
- MACEDO, H. R. & MARES, M. A. 1987. Geographic variation in the South American cricetine rodent *Bolomys lasiurus*. *J. Mamm.* 68:578-594.
- MANLY, B. F. J. 1985. The statistics of natural selection. Chapman and Hall, London. IX + 484.
- MARTIN, R. E. 1970. Cranial and bacular variation in populations of spiny rats of the genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from South America. *Smithsonian Contrib. Zool.* 35:1-19.
- MAYR, E. 1982. Of what uses are subspecies? *Auk*, 99:593-595.
- MOOJEN, J. 1948. Speciation in the brazilian spiny rats (Genus *Proechimys*, Family Echimyidae). *Univ. Kansas Publs. Mus. Nat. Hist.* 1:301-406.
- NEFF, N. A. & MARCUS, L. F. 1980. A survey of multivariate methods for systematics. Privately published, N.Y. X + 231.
- OWEN, J. G. 1989. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in relation to climatic factors. *J. Mamm.* 70:98-109.
- PATTERSON, B. D. & HEANEY, L. R. 1987. Preliminary analysis of geographic variation in red-tailed chipmunks (*Eutamias ruficaudus*). *J. Mamm.* 68:782-791.
- PATTON, J. L. 1986. Species groups of spiny rats, genus

Proechimys (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana: Zoology* 39:305-345.

PATTON, J. L. & GARDNER, A. L. 1972. Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. *Occas. Papers Mus. Zool., Louisiana St. Univ.* 44:1-30.

PATTON, J. L. & ROGERS, M. A. 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rats genus *Proechimys* (Echimyidae). *Z. f. Saeugetierkunde* 48:363-370.

PATTON, J. L. & BRYLSKI, P. V. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: Causes and consequences of habitat-related body size variation. *Am. Nat.* 130:493-506.

PIMENTEL, R. 1979. Morphometric. Kendall/Hunt, Dubuque. X + 389.

POWER, D. M. 1970. Geographic variation of red-winged blackbirds in central North-America. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 19:1-83.

POWER, D. M. & AINLEY, D. G. 1986. Seabird geographic variation: Similarity among populations of Leach's storm-petrel. *Auk*, 103:575-585.

POSS, S. G. & MILLER, R. R. 1983. Taxonomic status of the plains killifish *Fundulus zebrinus*. *Copeia*, 1:55-67.

RALLS, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.* 111:917-938.

REYMENT, R. A., BLACKITH, R. E. & CAMPBELL, N. A. 1984. Multivariate morphometrics. Academic Press, London. VII

+ 224.

- ROHLF, F. J. 1988. NTSYS-pc: Numerical taxonomy system for the IBM-pc microcomputer. v. 1.40. Exeter Publishing, Setauket.
- SCHAEFER, S. A. & CAVENDER, T. M. 1986. Geographic variation and subspecific status of *Notropis spilopterus* (Pisces: Cyprinidae). *Copeia*, 1986:122-130.
- SCHLITER, D. A. 1978. Problems and priorities of research on the taxonomy and ecology of African small mammals. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 6:211-214.
- SCHMIDLY, D. J. & READ, J. A. 1986. Cranial variation in the bobcat (*Felis rufus*) from Texas and surrounding states. *Occas. Papers Mus. Tech. Univ.* 101:1-39.
- SCHMIDLY, D. J., BRADLEY, R. D. & CATO, P. S. 1988. Morphometric differentiation and taxonomy of three chromosomally characterized groups of *Peromyscus boylii* from East-Central Mexico. *J. Mamm.* 69:462-480.
- SMITH, M. F. & PATTON, J. L. 1988. Subspecies of pocket gophers: Causal basis for geographic differentiation in *Thomomys bottae*. *Syst. Zool.* 37:163-178.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco. XV + 573.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1981. Biometry. Freeman, San Francisco. 2nd. ed. + 859.
- STRANEY, D. O. 1978. Variance partitioning and nongeographic variation. *J. Mamm.* 59:1-11.
- STRAUSS, R. E. 1985. Static allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras*

(Callichthyidae). *Syst. Zool.* 34:381-396

- SWANEPOEL, P., SCHLITER, D. A. & GENOWAYS, H. H. 1979. A study of nongeographic variation in *Tatera leucogaster* (Mammalia: Rodentia) from Botswana. *Ann. Carnegie Mus.* 48:7-24.
- THOMAS, O. 1921. On the spiny rats of the *Proechimys* group from southeastern Brazil. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* 8:140-143.
- THOMAS, O. 1928. The Godman-Thomas expedition to Peru. VII. The mammals of the Rio Ucayali. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* 10:249-265.
- van ZYLL DE YONG, C. G. & KIRKLAND, G. L. 1989. A morphometric analysis of the *Sorex cinereus* group in central and eastern North America. *J. Mamm.* 70:110-122.
- WIIG, O. 1989. Craniometric variation in Norwegian wolverines *Gulo gulo* L. *Zool. J. Linnean Soc.* 95:177-204.
- WILKINSON, D. 1986. SYSTAT: The system for statistics. Evanston.
- WILLIG, M. R., OWEN, R. D. & COLBERT, L. R. 1986. Assessment of morphometric variation in natural populations: The inadequacy of univariate approach. *Syst. Zool.* 35:195-203.
- ZUSI, R. L. 1982. Intraspecific geographic variation and the subspecies concept. *Auk*, 99:606-608.