

JOÃO ALVES DE OLIVEIRA

ESTRUTURA DA VARIAÇÃO CRANIANA EM POPULAÇÕES DE  
*Bolomys lasiurus* (LUND, 1841) (RODENTIA: CRICETIDAE)  
DO NORDESTE DO BRASIL

Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-Graduação em Zoologia da  
Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à  
obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas - Zoologia

Rio de Janeiro

1992

JOÃO ALVES DE OLIVEIRA

ESTRUTURA DA VARIAÇÃO CRANIANA EM POPULAÇÕES DE  
*Bolomys lasiurus* (LUND, 1841) (RODENTIA: CRICETIDAE)  
DO NORDESTE DO BRASIL

Banca Examinadora:

Dr. Alfredo Ricardo Langguth Bonino  
(Presidente)

Dr. Adriano Lúcio Peracchi

Dr. Ulisses Caramaschi

Rio de Janeiro, 24 de julho de 1992

Trabalho realizado no Departamento de Vertebrados, Museu Nacional,  
Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Orientador:

Sérgio Furtado dos Reis

Departamento de Parasitologia - Instituto de Biologia

Universidade Estadual de Campinas

## FICHA CATALOGRÁFICA

OLIVEIRA, João Alves de

Estrutura da variação craniana em populações de *Bolomys lasiurus* (Lund, 1841) (Rodentia: Cricetidae) do nordeste do Brasil. Rio de Janeiro, UFRJ, Museu Nacional, 1992.

xiii, 107 f.

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Variação populacional
2. Bolomys lasiurus
3. Morfometria craniana
4. Evolução fenotípica

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional

II. Título

## Agradecimentos

Ao corpo docente do Museu Nacional e à coordenação do curso de Pós-Graduação em Zoologia, na pessoa da coordenadora atual, Profa. Janira Martins Costa.

Ao Dr. Sérgio Furtado dos Reis, pela orientação e disponibilidade.

À Professora Leila Maria Pessôa, pela leitura de versões preliminares e valiosas sugestões em diversas fases desta pesquisa.

Ao Dr. Alfredo Langguth, pelas indicações para identificação do material utilizado e pelo apoio e estímulo a meus estudos em mamíferos.

Ao Dr. Celso Arcoverde de Freitas, pelas informações sobre o Serviço Nacional da Peste, e pelo estímulo ao desenvolvimento deste trabalho.

As Professoras Vanessa Guerra Persson e Maria Lúcia Lorini, por valiosas sugestões durante o desenvolvimento deste trabalho.

Aos professores e alunos do Depto. de Parasitologia da Unicamp, pela acolhida e convívio durante as fases deste trabalho lá desenvolvidas.

A Mieko Kimura dos Reis, pela hospitalidade.

A Tereza Cristina Alves de Oliveira, pela ajuda na fase de revisão dos arquivos de medidas originais.

A Carlos Augusto Monteiro Affonso, pela preparação de programas em Dbase para manipulação dos arquivos de medidas originais.

Aos membros da banca examinadora pelas sugestões para a melhora deste manuscrito.

A Carlos Alves de Oliveira, pela revisão ortográfica da versão definitiva.

A Marcos Fernando Pessoa pelos desenhos e arte-final.

Ao CNPq pela bolsa concedida.

## RESUMO

Estrutura da variação craniana em populações de *Bolomys lasiurus* (Lund, 1841) (Rodentia: Cricetidae) do nordeste do Brasil.

A variabilidade craniana em populações do roedor *Bolomys lasiurus* do nordeste do Brasil é analisada. Inicialmente são comparadas as estruturas de correlação entre índices de desgaste dental e ossificação em relação a efeitos de sexo, vegetação, estação do ano e variação local entre amostras de 31 sítios de dez municípios, com o objetivo de avaliar a influência destes fatores nas alterações cranio-dentais indexadoras de idade relativa e de refinar a estimativa etária para análises quantitativas. Num segundo passo, é analisada a variação etária e sexual em 30 mensurações cranianas e são investigados possíveis determinantes da redução do número de caracteres significativamente dimórficos ao longo do desenvolvimento pós-desmame. Com base nos resultados destas análises, são selecionadas dez amostras para se estudar a diferenciação entre populações. A comparação da estrutura de covariância nas dimensões cranianas entre populações, sumarizada nos coeficientes do primeiro autovetor normalizado de cada matriz populacional, revela um padrão comum nas trajetórias do desenvolvimento pós-desmame, a despeito de diferenças significativas identificadas entre médias dos caracteres cranianos nas populações. Finalmente, modelos de evolução fenotípica são empregados na avaliação das forças evolutivas extremas que podem ter agido na determinação da diferenciação populacional detectada. Nesta avaliação a hipótese nula de deriva gênica não é refutada.

## ABSTRACT

Structure of cranial variability within and among populations of *Bolomys lasiurus* (Lund, 1841) (Rodentia Cricetidae) from Northeastern Brazil.

Cranial variability within and among populations of the akodont rodent *Bolomys lasiurus* from Northeastern Brazil is investigated. In a first step, the correlation structures between tooth wear and suture ossification indexes are evaluated to access possible effects of sex, vegetation, season and local variation among samples of 31 sites on craniodental estimators of relative age and to improve age determination for quantitative analyses. Non-geographic (age and sexual) variation in 30 cranial measurements is analysed and possible determinants of the reduction of the number of sexually dimorphic characters through consecutive age classes are investigated. The structure of covariance among cranial traits was summarized by the coefficients of the first eigenvector extracted from the covariance matrix for each population sample. Comparison of the covariance structure among populations reveals an underlying pattern in the trajectory of post-natal development, in spite of significant differences in character means. Models of phenotypic evolution were employed to assess the role of evolutionary forces that might have acted to produce the observed differentiation among populations. The null hypothesis of genetic drift is not refuted.

## ÍNDICE

1. Introdução .....	1
2. Considerações Taxonômicas .....	10
3. Material e Métodos .....	12
3.1 Descrição dos Índices Etários Craniodentais e Padrões de Variação ..	13
3.1.1 Métodos para Descrição dos Padrões .....	13
3.1.2 Hipótese Nula de Correlação entre Índices Etários .....	15
3.1.3 Análise dos Padrões de Variação entre Índices Etários .....	20
3.1.4 Estabelecimento das Classes de Idade para as Análises de Variação Craniana Quantitativa em <i>Bolomys lasiurus</i> ....	21
3.2 Análises Não-Geográficas .....	21
3.2.1 Caracteres Cranianos Quantitativos .....	21
3.2.2 Variação Etária .....	24
3.2.3 Variação Sexual .....	25
3.2.4 Variação Sazonal .....	25
3.3 Variação Geográfica .....	27
3.4 Análise da Estrutura de Covariação Craniana entre Populações .....	28
3.5 Teste de Deriva Genética Aleatória e Seleção Natural .....	29
4. Resultados .....	32
4.1 Índices Etários e Correlações .....	32
4.1.1 Descrição dos Índices Etários .....	32
4.1.2 Padrões de Correlação entre Índices Etários Craniodentais ..	37
4.2 Análise da Estrutura Etária da População de Caruaru .....	40
4.3 Variação Não-Geográfica em Dimensões Cranianas .....	42
4.3.1 Variação Etária .....	42
4.3.2 Variação Sexual .....	49
4.3.3 Variação Sazonal .....	49
4.4 Variação Interpopulacional em Caracteres Cranianos .....	56
4.5 Estrutura de Covariação Craniana entre Populações de <i>B. lasiurus</i> ..	63
4.6 Teste de Deriva Gênica Aleatória e Seleção Natural .....	68
5. Discussão .....	69
5.1 Correlações entre Índices Etários Craniodentais .....	70
5.1.1 Padrões Intrapopulacionais .....	70
5.1.2 Padrões Interpopulacionais .....	74
5.2 Variação Morfométrica Intrapopulacional .....	75
5.2.1 Variação Etária .....	75
5.2.2 Variação Sexual .....	76
5.2.3 Variação Sazonal .....	79
5.2.4 Variação na Frequência das Classes Etárias entre Estações ...	82
5.3 Padrões Interpopulacionais de Variação Craniana e Interpretação das Diferenças Microgeográficas .....	84
6. Conclusões .....	93
7. Referências Bibliográficas .....	95
Apêndices .....	102

## 1. INTRODUÇÃO

A família Cricetidae inclui aproximadamente 250 espécies de roedores silvestres na América do Sul. Estas espécies estão divididas entre 52 gêneros, alocados, em sua maior parte, a sete tribos da subfamília Sigmodontinae (Reig, 1984). A tribo Akodontini é uma das mais diversificadas desta subfamília, e compreende não menos do que 70 espécies distribuídas por 11 gêneros, entre os quais se inclui o gênero *Bolomys*, com oito espécies reconhecidas, entre fósseis e atuais (Reig, 1987).

Hipóteses sobre a origem dos Sigmodontinae na América do Sul dividem-se entre as que estabelecem uma diferenciação na América do Norte e invasão somente a partir do surgimento do istmo do Panamá no Plioceno Superior (Simpson, 1950; Paterson e Pascual, 1972), e as que postulam que tais roedores se diferenciaram *in situ*, a partir de uma linhagem invasora norte-americana no início do Mioceno (Hershkovitz 1966, 1972; Reig 1980, 1984). Na base desta divergência está a ausência dos Sigmodontinae no registro fóssil da América do Sul antes do Mioceno e a alta diversificação já atingida no Plioceno Superior, documentada no jazigo de quatro milhões de anos de Monte Hermoso (Buenos Aires), que apresenta formas bastante diferenciadas da tribo Akodontini e mesmo de alguns de seus gêneros recentes, incluindo o gênero *Bolomys* (Reig, 1978; 1984). Esta constatação propriamente tem justificado a hipótese de que as taxas evolutivas tenham variado muito nestes roedores para explicar a longa estabilidade temporal das formas a partir da rápida diferenciação original.

Em um sentido amplo, o presente estudo é uma tentativa de compreensão dos determinantes desta estabilidade morfológica através da perspectiva populacional, sob a conjectura de que neste nível possam ser identificados os processos evolutivos

que estão na origem da diversidade entre taxa superiores (Lande, 1979).

Análises quantitativas da variação morfológica constituem etapas exploratórias em investigações evolutivas da diversidade orgânica. Esta abordagem fundamenta-se na natureza eminentemente quantitativa da variação morfológica, em especial no nível populacional, cuja compreensão determina o emprego de uma metodologia estruturada na formulação e avaliação estatística de hipóteses nulas. O enfoque quantitativo tornou mais objetivo o estudo da diversidade morfológica infraespecífica, e tem possibilitado avanços relevantes em estudos de Biologia Evolutiva (Bookstein *et al.*, 1985).

Um passo inicial nestas análises é a detecção da variabilidade morfológica e de sua estrutura no espaço geográfico (Thorpe, 1983). Em tal abordagem, a metodologia quantitativa é empregada na identificação de padrões fenotípicos gerais que evidenciem prováveis subunidades evolutivas independentes dentro da amplitude de variação da espécie em estudo (Thorpe, 1987).

Um refinamento do enfoque morfométrico é representado pelas análises multivariadas, que permitem a transformação da variação representada nas medidas originais em um conjunto de variáveis não correlacionadas, proporcionando uma análise mais simples e concisa da diversidade biológica (Pimentel, 1979). O emprego de procedimentos multivariados tem possibilitado a detecção de padrões de variação geográfica em diversos grupos de organismos (Gould e Jonhston, 1972), tendo se constituído na metodologia tradicional em estudos de variação infraespecífica.

Estes padrões geográficos são em geral evidenciados entre amostras populacionais de indivíduos adultos, na suposição de que a diferenciação entre formas relacionadas se expresse preferencialmente em estágios avançados da ontogenia, como previsto pela lei de von Baer (de Beer, 1958).

Fundamental à interpretação evolutiva das diferenças entre adultos é a determinação da origem ontogenética destas diferenças. Em teoria, as pequenas variações quantitativas que constituem a base da evolução morfológica em animais superiores são produzidas por genes que atuam tardiamente no desenvolvimento, alterando as taxas de crescimento relativo dos diferentes órgãos (Wright, 1968). Tais modificações se traduziriam em desvios nas trajetórias ontogenéticas nos estágios juvenis e adultos, fases do desenvolvimento em que o fenótipo está mais sujeito à ação de agentes seletivos (Lande, 1985).

A seleção direcionada sobre um caráter resulta em uma resposta associada em outros caracteres ontogeneticamente correlacionados (Lande, 1979; Lande e Arnold, 1983). A análise dos padrões de covariância de amostras etárias longitudinais das populações, um passo avançado em relação à simples detecção de significância estatística na variação de médias estáticas, possibilita comparar as trajetórias de crescimento multivariado e evidenciar mudanças na estrutura de integração entre os caracteres durante a ontogenia sobre as quais a seleção poderia atuar. A natureza multivariada da resposta fenotípica às forças evolutivas já havia sido visualizada por Darwin (1859), e Pearson (1903) demonstrou que a estatística multivariada poderia ser utilizada para distinguir os efeitos diretos e indiretos da seleção natural sobre caracteres morfológicos correlacionados.

Recentemente tem sido desenvolvida uma teoria para o estudo da evolução fenotípica em populações locais (Lande, 1976, 1979, 1988; Lande e Arnold, 1983, Lofsvold, 1986, 1988). Esta teoria compartilha com os estudos de variação geográfica a análise multivariada do fenótipo. Todavia, enquanto o objetivo das análises de variação geográfica é o levantamento de padrões de diferenciação infra-específica, nos estudos de evolução fenotípica são analisados os processos evolutivos envolvidos na diferenciação entre taxa relacionados. O desenvolvimento desta te-

oria tem possibilitado investigar questões clássicas a respeito da ação de processos evolutivos como seleção natural e deriva gênica sobre o fenótipo (Hartl e Clarke, 1989).

A teoria para analisar a resposta multivariada do fenótipo à seleção pode ser resumida pela equação de Lande (1979):

$$\Delta \bar{z} = G \nabla \ln \bar{W}. \quad (1)$$

A expressão mostra os fatores que governam as alterações nos valores morfométricos médios ( $\Delta \bar{z}$ ) em gerações subseqüentes como o produto entre a proporção da variação herdada, inferida a partir da matriz de variâncias e covariâncias genéticas ( $G$ ), e o gradiente de seleção atuando sobre cada um dos caracteres ( $\ln \bar{W}$ ). A matriz  $G$  expressa a variação morfológica devida a herdabilidade e é obtida a partir da regressão entre valores morfométricos de genitores e proles conhecidas (Falconer, 1989).

O modelo de Lande (1979) foi desenvolvido para sumarizar as forças seletivas extremas que determinam a alteração dos caracteres através de gerações, a partir da amostragem de uma população em duas épocas diferentes; porém pode ser também utilizado para examinar a divergência entre populações contemporâneas e estimar gradientes de seleção e a mortalidade seletivas mínimas requeridas para produzir diferenças na média dos fenótipos (Lande e Arnold 1983; Lofsvold, 1986, 1988). Assim, estudos de evolução fenotípica, inicialmente desenvolvidos em fósseis (Lande, 1976; Reymont *et al.*, 1983), têm sido reportados para representantes vivos de insetos (Riska, 1985; Wagner, 1989), aves (Price *et al.*, 1984) e mamíferos, especificamente primatas (Cheverud, 1989) e roedores (Lofsvold, 1986, 1988).

Dadas as dificuldades metodológicas de se estimar a matriz de variâncias e covariâncias genotípicas em populações naturais de vertebrados, os estudos de

evolução fenotípica estão, em geral, baseados na premissa de que os níveis e padrões de covariância genotípica e fenotípica sejam semelhantes, e de que as variâncias expressas nestas matrizes sejam freqüentemente proporcionais. Em um amplo estudo comparativo abrangendo diferentes taxa, Cheverud (1988) demonstrou que padrões de correlação genotípica e fenotípica entre conjuntos de caracteres morfológicos são tipicamente similares.

Informações sobre as estruturas de covariâncias entre taxa relacionados para os quais exista uma filogenia proposta independentemente possibilitariam a análise comparativa dos processos de evolução orgânica. Infelizmente, tais estudos são raros entre roedores neotropicais, sendo apenas registrado o trabalho de Voss *et al.* (1990), sobre a estrutura de variação e covariação craniana entre populações do roedor cricetídeo *Zygodontomys brevicauda* no norte da América do Sul.

No presente estudo foi analisada a estrutura de variação e covariação craniana do roedor *Bolomys lasiurus* do nordeste do Brasil, com o objetivo de evidenciar possíveis padrões intra e interpopulacionais da variação fenotípica e investigar os processos determinantes dessa variação.

*Bolomys lasiurus* distribui-se por uma ampla região no centro-leste da América do Sul e ocorre caracteristicamente em regiões de cerrado e caatinga (Macedo e Mares, 1987). Apresenta-se em densidades populacionais particularmente elevadas no nordeste do Brasil, onde é encontrado principalmente em áreas de cultivo e campos abandonados (Streilein, 1982), sob a cobertura de plantas herbáceas, e nidificando nos capinzais próximos a brejos e riachos (Moojen, 1943). Estas áreas mais úmidas no interior do nordeste estão em geral situadas nas serras, que se encontram sob um regime pluvial mais bem definido que o padrão climático semi-árido da caatinga, caracterizado por chuvas irregulares (Streilein, 1982).

Diversos autores (Baltazard, 1968; Karimi *et al.*, 1976; Veiga, 1981) têm

documentado flutuações na densidade das populações de *B. lasiurus* no nordeste do Brasil. Veiga (1981) sugeriu que estas flutuações e que os ciclos de reprodução de *B. lasiurus* no nordeste estivessem relacionados à alternância da qualidade da vegetação disponível nas estações de chuva e seca.

Macedo e Mares (1987) estudaram a variação craniana em uma ampla extensão da distribuição de *Bolomys lasiurus*, representada em amostras combinadas que foram diferenciadas em dois grupos básicos: um amazônico, maior para diversos caracteres, e outro abrangendo as outras populações no restante de sua área de distribuição. O segundo grupo apresentou crânios morfometricamente mais uniformes, embora as amostras estivessem isoladas por centenas de quilômetros e ocorressem em distintas formações morfoclimáticas.

Em um exame preliminar das extensas séries de crânios de *B. lasiurus* do nordeste do Brasil depositadas na coleção do Museu Nacional, foi possível identificar diferenças morfológicas entre amostras localizadas (sítios). Estas observações sugeriram a possibilidade de que a abordagem macrogeográfica, que se concentra nas diferenças sobre grandes distâncias, pudesse estar obscurecendo a heterogeneidade existente sobre um espaço limitado (*sensu* Chesser, 1983).

A variabilidade em representantes do gênero *Bolomys* tem sido também investigada nos níveis citogenético e molecular. Não obstante espécies atualmente reconhecidas em *Bolomys* apresentarem um número de cromossomos constante ( $2n=34$ ), diferenças em padrões de bandeamento foram previstas (Reig, 1987). Em uma recente análise da variação alozímica entre espécies selecionadas da tribo Akodontini, Apfelbaum e Reig (1989) detectaram maior polimorfismo e mais alta heterozigose entre populações de *Bolomys obscurus*, quando comparadas a diversas espécies do gênero *Akodon*.

Espécimens do gênero *Bolomys* do nordeste do Brasil haviam sido anteri-

ormente diferenciados por Moojen (1943), que descreveu *Zygodontomys pizuna*, distinguindo morfologicamente uma amostra de Crato, Ceará, de exemplares da localidade-tipo de *Zygodontomys* (= *Bolomys*) *lasiurus* (Lagoa Santa, Minas Gerais). A variabilidade populacional de *B. lasiurus* no nordeste do Brasil no nível citogenético foi detectada por Maia e Langguth (1981).

Uma hipótese que deveria ainda ser avaliada seria a de que a variação craniana observada entre as amostras dos sítios constituísse apenas uma resposta plástica do fenótipo a diferenças de qualidade de *habitat* relacionadas às estações do ano amostradas em cada localidade, que, como exposto acima, parecem ter influências marcantes sobre a bionomia de *B. lasiurus* nesta região.

A variação fenotípica pode ser particionada em componentes aditivos genéticos e ambientais (Falconer, 1989). A repartição e interação entre estes componentes pode ser analisada através de métodos da genética quantitativa (Falconer, 1989), onde as relações de parentesco entre indivíduos sejam conhecidas e as variáveis ambientais (e.g. efeito materno, alimento e temperatura) possam ser controladas. Tais estudos são entretanto de difícil execução, e a contribuição relativa dos componentes ambientais e genéticos na variação craniana em populações naturais apenas em raras ocasiões pode ser avaliada. Uma forma de analisar a interação entre determinantes genéticos e ambientais da variação fenotípica seria através da comparação entre indivíduos silvestres mantidos em laboratório sob condições modificadas experimentalmente e indivíduos marcados e recapturados no ambiente natural (Patton e Brylski, 1987).

No presente estudo é incluída uma alternativa para a avaliação do componente sazonal sobre a variação fenotípica, especificamente sobre a estrutura de covariância craniana, a partir da comparação de amostras etárias dos últimos meses das estações seca e chuvosa.

As possíveis modificações na estrutura de covariância craniométrica ao longo das trajetórias ontogenéticas (Zelditch e Carmichael, 1989) determinam ainda que comparações entre padrões de covariação entre as populações devem ser efetuadas unicamente a partir de amostras de estádios ontogenéticos equivalentes. Nesse sentido, apresenta-se aqui um método de avaliação da estabilidade da estimativa etária, inferida pelo desgaste da dentição molar, em relação à variação de fatores ambientais e genéticos, avaliados como efeitos sazonais ou locais em qualidade do *habitat*.

Especificamente, os objetivos deste trabalho foram:

1. Descrever índices etários com base nos níveis de desgaste dos molares, níveis de exposição das raízes dos molares e grau de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital em *B. lasiurus*, bem como os efeitos de fatores ambientais e geográficos sobre a estabilidade da estimativa etária deduzida a partir destes índices craniodentais.
2. Descrever e analisar a variação craniana não geográfica (etária, sexual e sazonal) em *B. lasiurus*.
3. Analisar variação nas médias dos caracteres cranianos entre as populações de *B. lasiurus* do nordeste do Brasil.
4. Analisar padrões de covariância em caracteres cranianos quantitativos entre populações de *B. lasiurus*, para determinar se eventuais padrões de variação nas médias são ou não acompanhados por alterações nas matrizes de covariâncias entre caracteres cranianos das populações.
5. Empregar a teoria de evolução fenotípica desenvolvida por Lande (1976, 1979) para verificar se as alterações fenotípicas entre as populações de *B. lasiurus*

podem ser atribuídas à deriva gênica aleatória ou à seleção natural agindo sobre o fenótipo multivariado.

## 2. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS

A espécie analisada no presente estudo tem sido considerada como pertencente a um grupo distinto dentro da tribo Akodontini. Thomas (1916) foi o primeiro a caracterizar este grupo, destacando a estrutura rígida do crânio, com ampla região interorbital, a condição projetada anteriormente da placa zigomática, o estreitamento posterior do forâmen incisivo, o tamanho comparativamente maior das bulas e a ausência do flexo anteromediano no primeiro molar para descrever o gênero *Bolomys*, no qual incluiu originalmente três formas andinas antes referidas a *Akodon*.

Como demonstrado por Reig (1987), o grupo de espécies que Hershkovitz (1962) definiu como o *southern group* de *Zygodontomys* e o gênero *Cabreramys* Massoia e Fornes, 1967 compartilham estados de caracteres craniodentais e cariótipo que permitem incluí-los no agrupamento originalmente reconhecido por Thomas (1916), para o qual o nome *Bolomys* tem prioridade (Reig, 1978).

Reig (1989) considerou *Bolomys* um sinônimo de *Necromys* Ameghino 1889, aparentemente seguindo Massoia (1985). O artigo de Massoia referido por Reig (1989) foi publicado num periódico de restrita circulação que não pôde ser consultado antes da entrega do presente trabalho. A descrição do gênero *Necromys* é muito vaga, e enfatiza caracteres dentais comuns a vários Akodontini. Na descrição de *Necromys conifer*, a espécie-tipo de *Necromys*, Ameghino (1889) não designou holótipo, embora tenha analisado um considerável número de mandíbulas e vários maxilares superiores. O exame dos desenhos representativos das superfícies de oclusão dos molares superiores e inferiores ilustrados na descrição original não permite concluir que somente uma espécie esteja representada na série originalmente estudada por Ameghino (1889). Entretanto, um dos caracteres enfatizados

na diagnose original, a presença do flexo anteromediano do primeiro molar superior, contribui para a rejeição da sinonímia expressa em Reig (1989), uma vez que este é um traço decisivo não compartilhado caracteristicamente por qualquer representante do gênero *Bolomys*.

A questão da distinção de *Bolomys* dentro dos Akodontini foi recentemente retomada, com base em investigações citogenéticas mais detalhadas, assim como em análises moleculares, que originaram novas hipóteses sobre o relacionamento de uma espécie de *Bolomys* e representantes do gênero *Akodon*. Apfelbaum e Reig (1989) encontraram uma maior afinidade alozímica entre *Bolomys obscurus* e diferentes espécies de *Akodon* do que entre espécies de *Akodon* propriamente. Este resultado foi interpretado por estes autores como evidência de que *Bolomys* consistiria, de fato, em um táxon parafilético.

Se por um lado não constitui uma premissa das análises de covariância que as populações comparadas pertençam a uma mesma espécie, no presente estudo apenas foram incluídas amostras que se restringissem à diagnose morfológica do gênero *Bolomys* (Reig, 1987).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### Origem e Identificação do Material e das Informações Utilizadas

O presente estudo está fundamentado na análise da variação morfométrica dos crânios de *Bolomys lasiurus* coletados no nordeste do Brasil entre 1952-1955 pelo Serviço Nacional da Peste (SNP) e depositados na Coleção de Mamíferos do Museu Nacional. A coleção do SNP resulta do esforço de obtenção de informações fundamentais à pesquisa em peste silvestre, que incluem a identificação precisa dos mamíferos das regiões endêmicas e a investigação detalhada de aspectos de sua história natural, como estimativas de densidade, associações de espécies, seleção de *habitat* e conhecimento dos ectoparasitas vetores da bactéria patogênica da peste bubônica. Assim, cada exemplar preservado (peles taxidermizadas e crânios) das séries representadas na coleção dispõe de uma ficha padronizada original do SNP, que, entre outros dados, inclui informações sobre a localidade de captura (sítio), município, data da captura e morte, peso, sexo, e vegetação característica na localidade de coleta, que constituíram parte das variáveis independentes nas análises do presente estudo.

Os exemplares utilizados foram identificados por características diagnósticas do crânio, uma vez que dos exemplares coletados entre 1954 e 1955 (período do qual provém a quase totalidade dos exemplares analisados) somente o crânio foi preservado. Comparado a outros Akodontini que ocorrem em simpatria no nordeste do Brasil, em especial a *Akodon* cf. *cursor*, *B. lasiurus* apresenta caixa craniana mais ampla e robusta, com definida crista supraorbital, o rostro proporcionalmente curto, o forâmen incisivo alargado anteriormente (e não alargado medianamente, como em *Akodon*), com a parte premaxilar do septo mais curta do que a parte maxilar, e o procingulum do primeiro molar simples, sem flexo anteromediano.

A indicação do sítio de procedência dos exemplares é a menor unidade geográfica recuperável através das fichas do Serviço Nacional da Peste, e foi utilizada para selecionar as amostras deste estudo. Todas as análises de variação não geográfica, incluindo a análise dos padrões de variação entre os índices de idade craniodentais, foram efetuadas a partir de amostras dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria, situados nos municípios adjacentes de Caruaru e de Agrestina, em Pernambuco. Os exemplares foram coletados em ambos os sítios em julho, agosto, novembro e dezembro de 1954 e janeiro de 1955. Para as análises de variação sazonal, os exemplares destes sítios foram alocados às estações seca ou chuvosa, dependendo do mês de coleta. Em Caruaru, a estação seca estende-se de setembro a janeiro (Nimer, 1989), resultando em que as amostras estudadas naquela localidade correspondam aos últimos meses de cada estação.

Todas as observações qualitativas, assim como todas as mensurações craniais, foram efetuadas sob aumentos de 4 a 25 vezes de uma lupa binocular Zeiss. Arquivos originais com informações retiradas das fichas do SNP, dados qualitativos e dados morfométricos dos crânios estudados foram digitados independentemente e reunidos posteriormente, indexados pelos números de registro (SNP) de cada exemplar. Todas as análises estatísticas foram efetuadas utilizando-se o pacote estatístico SAS (SAS Institute Inc., 1988).

### **3.1. Descrição dos Índices Etários Craniodentais e Padrões de Variação**

#### **3.1.1. Métodos para Descrição dos Padrões**

O levantamento dos caracteres qualitativos utilizados como índices de idade relativa resultou de observações qualitativas preliminares da morfologia craniana, ainda durante as fases de separação e triagem do material a ser utilizado no estudo.

A descrição das modificações ontogenéticas e de desgaste nestes caracteres está fundamentada no estudo da amostra proveniente dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria. Para o estabelecimento dos índices de desgaste dos molares, foram identificadas as cúspides e dobras em cada molar, seguindo-se para tanto os estudos descritivos da morfologia dos molares de cricetídeos de Hershkovitz (1962) e de Reig (1977). A nomenclatura utilizada segue Reig (1977). Oito condições de desgaste subseqüentes foram identificadas nesta amostra para cada um dos dois primeiros molares superiores ( $M^1$  e  $M^2$ ) e seis para o terceiro molar superior ( $M^3$ ). A cada condição de desgaste foi atribuído um escore, resultando dessa forma que a cada espécimen tenham sido atribuídos três escores de desgaste molariforme, um para cada molar superior esquerdo.

Paralelamente ao desgaste da dentição molar, foram também classificados os diferentes níveis de exposição das raízes dos molares e as condições de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital, inicialmente identificadas entre os exemplares de Caruaru.

A análise da ossificação de suturas cranianas é um método amplamente utilizado para estimar a idade em diferentes ordens de mamíferos, em especial em primatas e carnívoros (Junge e Hoffmeister, 1980). O emprego desta metodologia em estudos com roedores tem-se restringido às formas que apresentam molariformes de raízes abertas e sem modificações de desgaste na topografia molar facilmente caracterizáveis (e.g. Daly e Patton, 1986).

Marcos de ossificação foram identificados pela observação da sutura basisfenóide-basioccipital sob lupa binocular (aumentos de 16 vezes), em condições alternadas de iluminação externa e interna do crânio, esta última proporcionada por um feixe de luz concentrado através do forâmen magno.

As condições extremas de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital e

de exposição das raízes dos molares foram descritas a partir de exemplares de dentição não totalmente irrompida (os mais jovens) e de dentição com máximo índice de desgaste (os mais velhos) da amostra de Caruaru. A seqüência das condições intermediárias foi confirmada na observação de uma série de exemplares de cativo de idade real conhecida (MN 30497 a MN 30510).

Foram atribuídos índices aos estágios de ossificação da sutura e exposição das raízes identificados.

### 3.1.2. Hipótese Nula de Correlação entre Índices Etários

O possível efeito de fontes de variação ambiental sobre a taxa e padrão de desgaste dos molares de *B. lasiurus* foi avaliado em termos de desvios de uma expectativa teórica de alta correlação entre os índices de desgaste dental, exposição das raízes dos dentes molariformes e grau de obliteração da sutura basiesfenóide-basioccipital. A hipótese nula a ser testada é a de que, na ausência da influência diferenciada de fatores ambientais (tipos de vegetação, localidade ou estação) sobre os indexadores etários craniodentais, as taxas de modificação destes indexadores sejam monotônicas com o tempo e, portanto, altamente correlacionadas (Fig. 1). Considerando a relação direta das taxas de atrição dos molares com parâmetros como a dureza e qualidade do alimento, a rejeição da hipótese nula implica em que o efeito testado esteja influenciando diferencialmente o desgaste dental e dessa forma, causando heterogeneidade nas estimativas de idade de indivíduos provenientes da natureza que sejam baseadas unicamente no desgaste dos molares.

A estrutura de correlação teórica entre os índices de idade craniodentais não se origina de uma expectativa de correlação biológica entre desgaste dental, obliteração de suturas e exposição de raízes, mas sim da expressão sincrônica destes três índices. Em outras palavras, o tempo é a variável latente (Bookstein

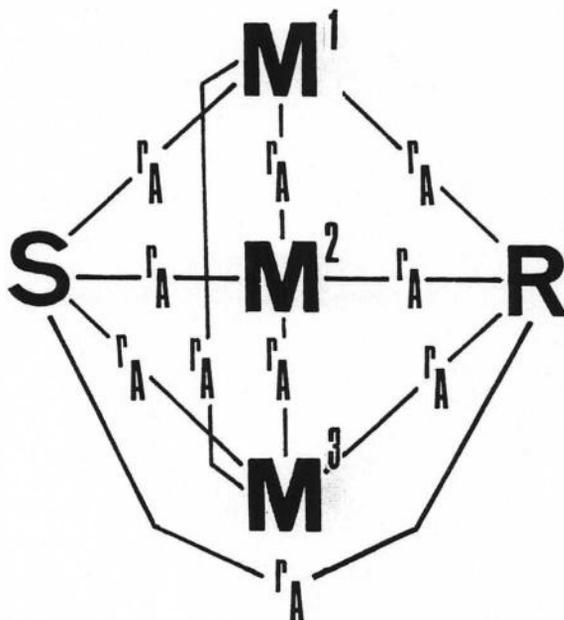
TABELA 1

Número de indivíduos e frequências percentuais de cada classe etária por estação na amostra reunida dos sítios T. Vermelha e S. da Quitéria

idade	Julho e Agosto (1954)					Novembro, Dezembro (1954) e Janeiro (1955)				
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
<i>n</i>	37	45	17	11	22	15	102	83	17	7
%	28,0	34,1	12,9	8,3	16,6	6,7	45,5	37,1	7,6	3,0

FIGURA 1

Diagrama de correlações esperadas entre índices etários craniodentais  
 $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$  = molares superiores;  $R$  = raízes;  $S$  = sutura basisfenóide-basioccipital;  
 $r_A$  = magnitude de correlação alta



*et al.*, 1985) que determina a existência de correlações altas entre as mudanças que caracterizam os diferentes índices e que ocorrem na mesma direção (Sokal e Rohlf, 1981). Este enfoque é análogo ao empregado em análises confirmatórias de modelos de evolução fenotípica (Zelditch, 1988).

A estrutura de correlação entre os índices craniodentais foi avaliada para os efeitos de sexo, vegetação, variação sazonal e geográfica. Para a avaliação dos efeitos não geográficos, foram analisadas amostras de cada sexo dos dois sítios e das duas estações do ano (seca e chuvosa) já referidas para Caruaru, assim como amostras de dois diferentes tipos de vegetação (*capoeira* e *capinzal*), sexos reunidos, de cada uma das duas estações. A análise dos padrões em diferentes localidades foi efetuada empregando-se as amostras de outros 30 sítios, pertencentes a mais nove municípios:

município de Feira de Santana, Bahia:

sítios Três Riachos (n = 24), Boa Esperança (n = 22), Morro Segundo (n = 18), Estiva (n = 15), Santo Antônio (n = 36);

município de Palmeiras, Bahia:

sítio Várzea Canabrava (n = 23);

município de Garanhuns, Pernambuco:

sítio Tiririca (n = 57);

município de Pesqueira, Pernambuco:

sítio Catolé (n = 71);

município de Triunfo, Pernambuco:

sítios Borgens (n = 57), Belisário (n = 47), Periperi (n = 22), Bela Vista (n = 20), Calugi (n = 17);

município de Crato, Ceará:

sítios Passagem (n = 24) e Crispim (n = 28);

município de São Benedito, Ceará:

sítios Pimenteira (n = 25), Q. dos Martins (n = 12), Cabeceiras (n = 9), Barra (n = 10), Piraguara (n = 21);

município de Baturité, Ceará:

sítios Cebola (n = 11), Ladeira (n = 11), S. dos Nóbregas (n = 13), Sta. Rosa (n = 15), Ouro (n = 10);

município de Itapagé, Ceará:

sítios Floresta, (n = 31), Solidade (n = 18), Paraíso (n = 22), Prata Primeiro (n = 17), Maia (n = 13).

A escolha dos sítios para a análise geográfica de correlação entre índices etários craniodentais deu-se primeiramente em função da amplitude de índices etários representados. Foram selecionadas amostras de cada sítio de uma época restrita e comparável no ano, dentro dos meses alocados ao período chuvoso em cada município, segundo Nimer (1989). Esta alocação foi posteriormente confirmada com base nas normais pluviométricas e nos dados de altura de chuva nos meses de 1954 (DNOS, 1972) para Caruaru (Fig. 2) e demais municípios de localização do restante dos sítios.

Algumas precauções foram tomadas no sentido de evitar que a classificação dos indivíduos segundo os índices etários craniodentais fosse influenciada pelo sítio de origem, estação ou vegetação de captura. Salvo uma parcela dos exemplares que têm uma etiqueta anexa com parte das informações que estão nas fichas arquivadas, os crânios são identificados somente pelo número do SNP escrito à nanquim sobre a parte superior. Os exemplares foram triados com base na identificação dos sítios de origem, a partir das fichas originais do SNP. Sítios com maior número de

FIGURA 2

Alturas da chuva nos meses de 1954 e Normais pluviométricas  
estação Bacia do Rio Ipojuca, município de Caruaru, Pernambuco

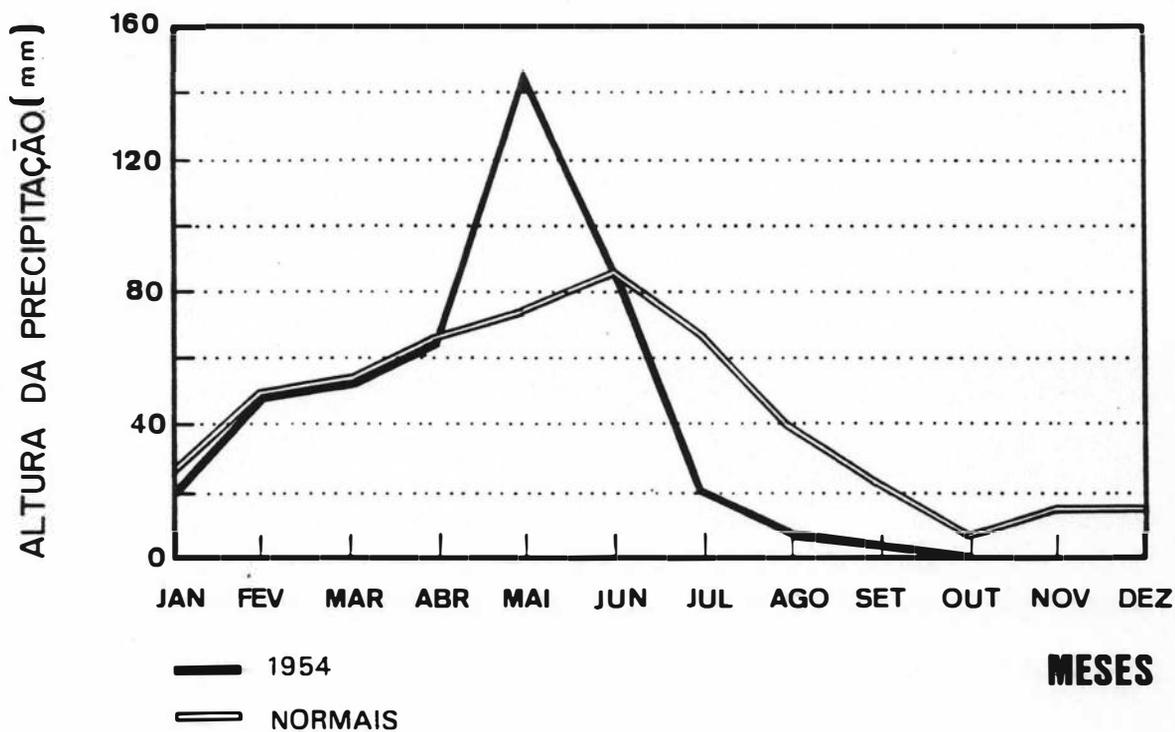
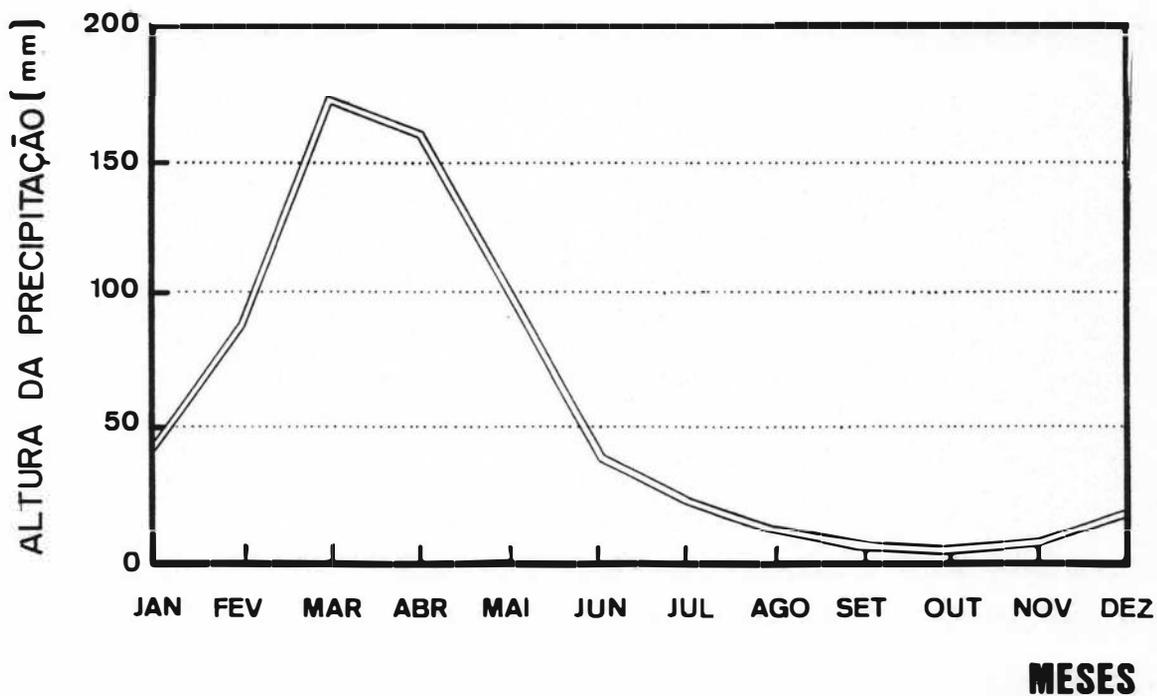


FIGURA 3

Normais de alturas da chuva nos meses (1930-1960) relativas a Quixeramobim, Ceará  
(Redesenhado a partir de Veiga [1981])



exemplares foram então selecionados para constituir as amostras a serem utilizadas neste estudo. Para o estudo da variação não geográfica nos padrões de desgaste da dentição molariforme, a totalidade das amostras dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria foi reunida e examinada conjuntamente, em ordem aleatória. O arquivo de dados oriundos das fichas do SNP e o arquivo dos índices etários craniodentais somente foram reunidos depois de classificados todos os exemplares.

### 3.1.3. Análise dos Padrões de Variação entre Índices Etários

O grau de associação entre os diferentes índices de idade craniodentais foi avaliado pelo coeficiente de correlação não paramétrico de Spearman (Sokal e Rohlf, 1981). Neste procedimento, um coeficiente de correlação pode ser diretamente computado através das diferenças entre as categorias  $R_1$  e  $R_2$  das variáveis analisadas par a par, segundo a fórmula

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^n (R_1 - R_2)^2}{n(n^2 - 1)}$$

, onde  $n$  é o tamanho da amostra. No presente estudo, as categorias estão representadas pelos diferentes índices aferidos aos indicadores etários já descritos, que são comparados par a par. No cálculo do coeficiente de correlação de Spearman, um maior peso é aferido a pares de categorias que estão mais distanciadas, o que o torna especialmente recomendável quando existe uma menor certeza sobre a confiabilidade de categorias próximas.

Os valores das magnitudes das correlações de Spearman foram então classificados com base numa escala previamente estabelecida. Assim, magnitudes de correlação entre 0,0 e 0,4 foram classificadas como baixas, entre 0,4 e 0,7 como intermediárias e entre 0,7 e 1,0, como altas. Estas categorias foram utilizadas para descrever e analisar a variação entre os índices etários sob os efeitos dos fatores

investigados.

#### **3.1.4. Estabelecimento das Classes de Idade para as Análises de Variação Craniana Quantitativa em *Bolomys lasiurus***

As classes de idade utilizadas nas análises quantitativas desenvolvidas a seguir foram estabelecidas através da combinação dos índices de desgaste molari-forme e dos índices de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital. Devido à natureza contínua do desgaste, deve-se considerar que alguma superposição etária pode ocorrer nos limites de cada classe de desgaste, devida a erro na alocação de indivíduos de condições intermediárias de desgaste. Adicionalmente, deve-se considerar que o desgaste molar é também função de outras variáveis como qualidade do alimento, tipo de solo, ou mesmo diferenças individuais, e que amostras de classes de idade unicamente fundamentadas no desgaste podem incluir uma amplitude de variação etária maior do que a esperada e não comparável entre amostras geográficas. Com o intuito de atenuar possíveis distorções causadas por diferentes níveis de desgaste entre amostras, bem como conseguir uma maior precisão na estimativa etária, foi estabelecido um critério para a alocação de indivíduos a classes de idade relativas, a partir da combinação dos valores dos índices de desgaste de cada molar e de ossificação da sutura já referida. As diferentes combinações destes índices no total dos indivíduos examinados foram organizadas por ordem crescente e divididas entre 6 classes de idade relativa (Apêndice 1). Este critério foi utilizado para classificar todos os crânios.

### **3.2. Análises Não Geográficas**

#### **3.2.1. Caracteres Cranianos Quantitativos**

Os seguintes caracteres cranianos quantitativos foram medidos em cada crânio,

sob lupa binocular, com um paquímetro eletrônico calibrado a 0,01 mm (Fig. 4):

- 1 - CON - Comprimento Occipito-Nasal,
- 2 - CB - Comprimento Basilar,
- 3 - CN - Comprimento Nasal,
- 4 - LZ - Largura do Arco Zigomático,
- 5 - LI - Largura Interorbital,
- 6 - CI - Comprimento Interparietal,
- 7 - LB - Largura Bular,
- 8 - CSM - Comprimento da Série Molar,
- 9 - CF - Comprimento do Frontal,
- 10 - CP - Comprimento do Parietal,
- 11 - CBF - Comprimento do Basisfenóide,
- 12 - LAN - Largura Nasal Anterior,
- 13 - CFI - Comprimento do Forâmen Incisivo,
- 14 - LP1 - Largura Palatal entre M1 e M2,
- 15 - LP2 - Largura Palatal entre M2 e M3,
- 16 - CO - Comprimento Orbital,
- 17 - LIP - Largura Interparietal,
- 18 - LCO - Largura externa entre Cêndilos Occipitais,
- 19 - LCP - Largura Posterior do Crânio,
- 20 - D - Diástema,
- 21 - CM1 - Comp. Mandibular 1 (do forâmen do mento até cêndilo mandibular),
- 22 - CM2 - Comp. Mandibular 2 (do forâmen do mento até processo angular),
- 23 - AC - Altura do Crânio (da sutura basisfenóide-basioccipital até a sutura fronto-parietal),
- 24 - LPC - Largura entre Projeções Capsulares do nasal,
- 25 - AR - Altura Rostral (da extremidade posterior dos nasais até o primeiro forâmen palatino)
- 26 - APC - Altura Posterior do Crânio,
- 27 - LFM - Largura interna do Forâmen Magno,
- 28 - LRM - Largura externa entre Raízes dos Molares,
- 29 - LC - Largura Craniana,
- 30 - LR - Largura Rostral na altura do forâmen infraorbital

A maior amostra de *B. lasiurus*, dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria (Caruaru, Pernambuco), foi submetida a análises uni e multivariadas para a de-

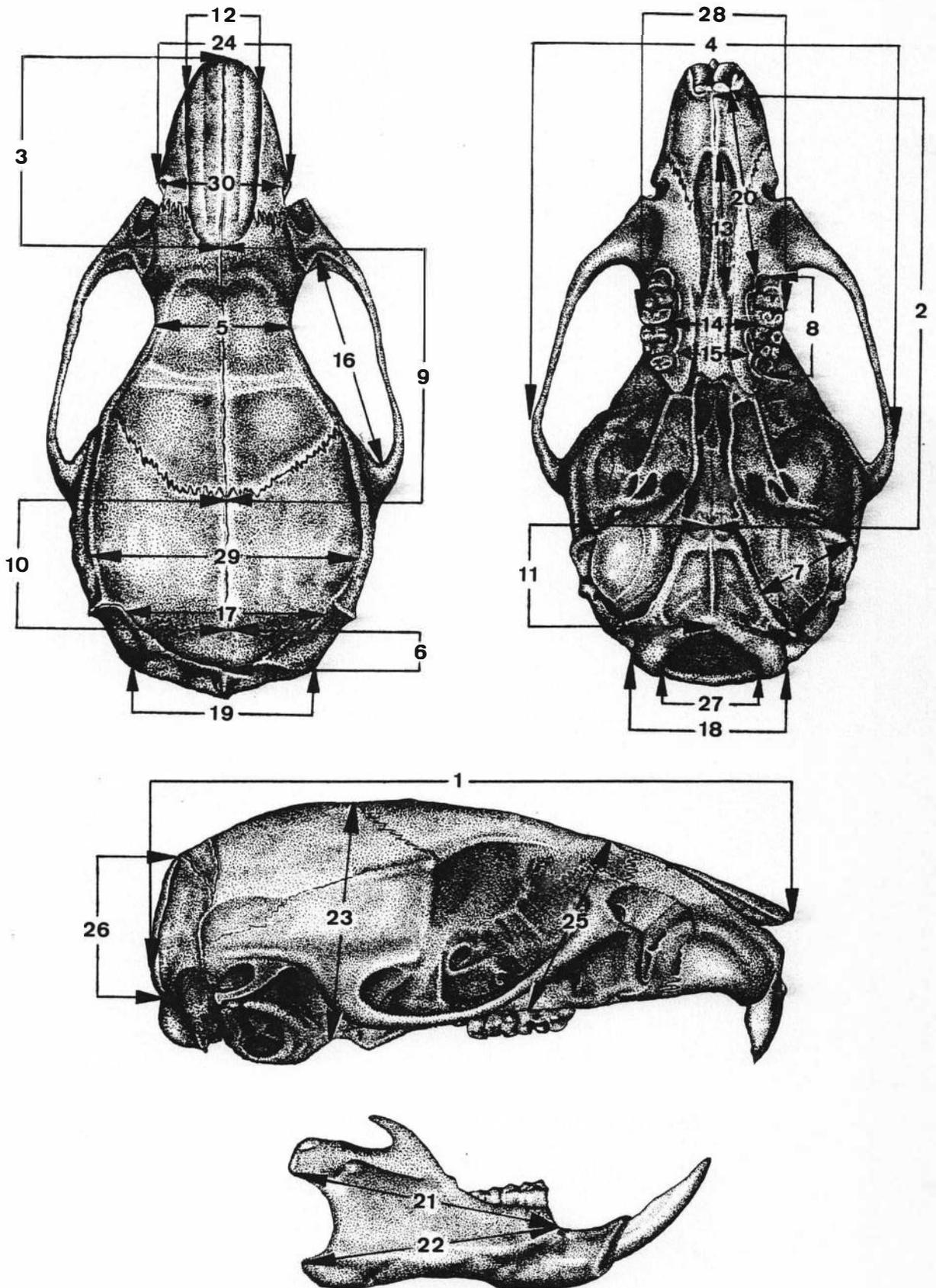


FIGURA 4

Crânio (perspectivas dorsal, ventral e lateral) e mandíbula esquerda de *Bolomys lasiurus*, com as trinta medidas listadas no texto

terminação da variação não geográfica na espécie. Foram examinados três tipos de variação não geográfica: etária, sexual e sazonal.

### 3.2.2 Variação Etária

A variação craniana devida a idade foi investigada nos trinta caracteres morfométricos para amostras das classes de idade 2 a 6, de cada sexo separadamente. O pequeno tamanho da amostra da classe 1 condicionou que tal classe fosse descartada desta e de todas as análises subseqüentes. A estatística descritiva incluiu médias, intervalo de variação, desvio-padrão e coeficiente de variação para cada classe de idade.

Análises de variância de classificação única (Sokal e Rohlf, 1981) foram utilizadas para avaliar os efeitos dos fatores etários na diferença entre médias de cada classe de idade. A análise de variância (ANOVA) é descrita pelo modelo linear geral

$$Y_{(ij)} = \mu + \alpha_i + \epsilon_{(ij)},$$

, que mostra que o valor da média de um caráter em cada grupo difere da média populacional ( $\mu$ ) por uma quantidade devida ao efeito investigado ( $\alpha$ ), somada à variação natural ou erro ( $\epsilon$ ) intrínseco a cada indivíduo de cada grupo. A hipótese nula a ser testada é a de igualdade entre as médias dos diferentes grupos, que são as amostras constituídas com base no efeito que está sendo avaliado.

A análise de variância está fundamentada na comparação entre diferentes estimativas da variância populacional. Para tanto, a variância obtida a partir das diferenças entre médias dos grupos de tratamento, entre quais pode estar incluído o efeito analisado, é dividida por uma média das variâncias dentro de cada grupo de tratamento (assumida representar a variação aleatória entre os indivíduos da população). À proporção que a diferença (razão  $F$ ) se afasta do valor

unitário, aumenta a probabilidade de que as médias de tratamento contenham um componente devido ao efeito avaliado.

Dessa forma, para a análise etária, a variável independente foi representada pelas classes de idade, e o efeito etário foi considerado o responsável pela refutação da hipótese nula de igualdade entre as médias em cada classe de idade.

As médias dos caracteres que apresentaram diferenças significativas entre as classes foram comparadas par a par pelo teste *a posteriori* Ryan-Einot-Gabriel-Welsch (REGWF) (SAS Institute Inc., 1988).

### 3.2.3. Variação Sexual

O dimorfismo sexual em *B. lasiurus* foi investigado na amostra de Caruaru por análises de variância univariadas das 30 dimensões cranianas. Estas análises foram efetuadas isoladamente por classe de idade, no sentido de detectar se a variação sexual está restrita a alguma fração do intervalo ontogenético amostrado.

Nesta aplicação do modelo linear geral, a variável independente foi representada por cada sexo, e seu efeito considerado responsável pela refutação da hipótese nula de igualdade entre as médias de cada sexo por classe de idade.

O dimorfismo sexual foi ainda investigado através deste procedimento em amostras de coortes de diferentes estações, visando-se a determinar se os padrões evidenciados na amostra total eram concordantes entre populações nascidas em estações opostas.

A magnitude do dimorfismo sexual em cada classe de idade foi expressa pela quantidade de caracteres significativos e nível de significância associado.

### 3.2.4. Variação Sazonal

A variação morfométrica entre gerações nascidas na época chuvosa e seca foi

analisada por cada sexo e classe de idade na população de Caruaru. Nestas análises a amostra da classe de idade 6 não foi incluída, em decorrência da significativa redução no número de exemplares, quando compartilhados entre estações, e a fim de se evitar os efeitos cumulativos indesejados do crescimento indeterminado em indivíduos muito velhos, uma vez que esta classe é identificada por estágios terminais dos marcadores etários utilizados.

A estatística descritiva da variação sazonal incluiu médias e intervalo de variação, e a estação (seca ou chuvosa), inferida a partir do mês de coleta dos espécimens, constituiu a variável independente na análise de variância para o efeito sazonal.

A hipótese nula de ausência de padrões sazonais entre amostras de cada sexo e classe etária foi também avaliada no contexto multivariado, através da análise dos componentes principais (Morrison, 1976). Neste procedimento, eixos independentes de maior variação (autovetores) são extraídos a partir da matriz de variâncias e covariâncias dos caracteres originais, transformados em logaritmo. O produto escalar dos valores originais pelos elementos de cada autovetor produz os escores de cada indivíduo nos respectivos eixos ortogonais de um novo sistema de coordenadas, o qual possibilita a síntese da informação relevante presente nos dados morfométricos originais a poucas dimensões, que explicam a maior parte da variabilidade original. O primeiro componente deste novo sistema vai abranger a maior parte da variância da matriz original, e os componentes subsequentes explicarão frações independentes e complementares consecutivas, até que toda a variação tenha sido compreendida.

Indivíduos de cada classe, identificados segundo a estação de nascimento, foram projetados no espaço multivariado do primeiro e segundo componentes principais. Distâncias entre centróides de cada dispersão amostral foram analisadas para

evidenciar possíveis diferenças entre as amostras sazonais na morfologia craniana nos intervalos ontogenéticos compreendidos entre as classes de idade de 2 a 5, em *B. lasiurus*.

### 3.3. Variação Geográfica

A hipótese nula de igualdade entre as médias de cada um dos 30 caracteres em dez amostras geográficas foi avaliada pela análise de variância univariada. Nesta análise somente foram incluídos espécimens da classe de idade 4, de modo a evitar o efeito do componente ontogenético de variação. As amostras são seções populacionais do fim da estação chuvosa para cada localidade. Quando foi necessário combinar amostras, sítios de um mesmo município foram agrupados com base na similaridade de magnitudes de correlação entre os índices etários cranio-dentais de cada sítio. Para esta análise de variação geográfica, foram utilizados 156 indivíduos dos seguintes sítios e combinações de sítios:

#### Pernambuco

1. C11 - Terra Vermelha (Caruaru) ( $n = 17$ ),
2. Gar - Tiririca (Garanhuns) ( $n = 12$ ),
3. Tr1 - Borgens (Triunfo) ( $n = 17$ ),
4. Tr2 - Belizário, Peri-peri, Bela Vista e Cangolê (Triunfo) ( $n = 12$ ),
5. Pes - Catolé (Pesqueira) ( $n = 14$ ),

#### Ceará

6. Cra - Passagem e Crispim (Crato) ( $n = 16$ ),
7. For - Paraíso e Prata Primeiro (Itapagé) ( $n = 17$ ),
8. SB1 - Pimenteira, Q. dos Martins, Cabeceiras (São Benedito) ( $n = 17$ ),

#### Bahia

9. Fe1 - Três Riachos, Boa Esperança, Morro Segundo e Estiva (Feira de Santana) ( $n = 22$ ),
10. Fe2 - Santo Antonio (Feira de Santana) ( $n = 12$ )

A estatística descritiva da variação entre populações incluiu média, intervalo de variação, desvio-padrão e coeficiente de variação para amostras de sexos agrupados.

Para investigar a hipótese de indistinção entre populações no contexto multivariado, as amostras foram submetidas a uma análise discriminante canônica. Esta abordagem também está fundamentada na interpretação de eixos independentes de maior variação, as variáveis canônicas, extraídas de uma matriz resultante das diferenças entre os grupos designados *a priori*. A diferenciação entre populações no espaço canônico foi avaliada com base na comparação de distâncias de Mahalanobis entre pares de populações.

#### 3.4. Análise da Estrutura de Covariação Craniana entre Populações

A estrutura de covariação craniana em *B. lasiurus* foi estudada para amostras das mesmas localidades avaliadas na análise geográfica. Foram utilizados espécimens das classes de idade 3 a 5, no sentido de possibilitar a comparação de uma maior fração ontogenética entre as populações.

Autovetores de cada população foram extraídos a partir de matrizes de variância e covariância dos valores originais transformados em logaritmo. O autovetor é o produto da transformação linear da matriz de variâncias e covariâncias dos caracteres originais, e consiste de um vetor na direção da maior variação. Os autovetores exprimem as direções gerais da variação total, particionada em eixos independentes (que para tanto são ortogonais), onde a relação original entre os caracteres pode ser mais parcimoniosamente inferida, tendo-se por base o grau em que as projeções das variáveis originais em um dado autovetor estão associadas à direção da variação por ele sumarizada. Dessa forma, as estruturas de covariância craniométrica de cada população são expressas pelos coeficientes de cada caráter

em relação aos eixos ortogonais de maior variação. A proporção da variação total da matriz original atribuível a cada eixo é dada pelos autovalores, que são as variâncias dos autovetores ortogonais originais.

A distinção da maior variação explicada pelo primeiro autovetor foi investigada pelo cálculo do  $\chi^2$  de Anderson (Morrison, 1976), na avaliação da hipótese nula de igualdade entre autovalores consecutivos. O  $\chi^2$  de Anderson, que foi calculado para as raízes do primeiro e segundo componentes e para as raízes do segundo ao quinto componentes, é dado pela expressão (Morrison, 1976)

$$\chi^2 = -n \sum \ln l_j + n r \ln \frac{\sum l_j}{r},$$

, onde  $n = N - 1$  e a somatória estende-se pelas consecutivas ( $r$ ) raízes características analisadas.

Os padrões de covariância craniana das populações foram comparados par a par, através dos produtos internos de seus componentes principais (Morrison, 1976). Deste procedimento resulta um coeficiente de correlação que se aproxima do valor unitário quando os vetores são semelhantes e de zero quando são ortogonais.

### 3.5. Teste de Deriva Genética Aleatória e Seleção Natural

Modelos de genética quantitativa (Lande, 1976, 1979) foram utilizados para avaliar estatisticamente hipóteses extremas de deriva gênica aleatória ou seleção natural na determinação das modificações cranianas entre populações. Estes modelos estão fundamentados na teoria de genética quantitativa (Falconer, 1989), e incorporam extensões matriciais de fórmulas clássicas que possibilitam o estudo do fenótipo multivariado.

Sob a hipótese de deriva gênica aleatória, e tendo como premissas a ausência de pressão de mutação direcional, seleção direcional ou migração, a distribuição

amostral da variação no vetor de médias dos fenótipos,  $\Delta\bar{z}$ , tem média zero entre gerações,  $\bar{z}$  permanecendo com uma média amostral igual à da população original (Lande, 1979). A matriz de covariância genotípica neste caso é igual a  $G/N_e$ , a matriz de covariância genética aditiva ( $G$ ) na população dividida pelo tamanho populacional efetivo ( $N_e$ ) a cada geração.

Lande (1979) sugeriu que uma estabilidade da estrutura de covariância genética poderia ser inferida indiretamente pela simples comparação do padrão de variação fenotípica entre populações relacionadas, argumentando que a constância da covariação fenotípica seria improvável na ausência de estabilidade da covariação genética, que é um componente substancial da primeira.

A incorporação de mutação no modelo de diferenciação de populações por deriva aleatória (Lande, 1979), proporcionando um acréscimo constante de variabilidade, mas ainda sob premissa de ausência de seleção, resulta em que a perda proporcional de variância e covariância genética aditiva devida à deriva ocorra sob uma taxa esperada de  $1/2N_e$  por geração. A pressão de mutação direcional uniforme afetando  $\bar{z}$  apenas deslocaria a média de sua distribuição em uma taxa constante. A matriz de covariância genotípica seria apenas modificada por uma constante de proporcionalidade  $2tU$ .

A incorporação de migração (Lofsvold, 1988) no modelo de deriva, no contexto do modelo insular (Hartl e Clark, 1989), produz a matriz de covariâncias  $1/[2N_e m]G$ , onde  $m$  é a fração de migrantes substituída em cada população.

Nestas duas violações às premissas do modelo de deriva, as matrizes de covariâncias diferem somente por uma constante de proporcionalidade, indicando que, na ausência de seleção, as matrizes são proporcionais.

A hipótese nula de deriva gênica aleatória foi avaliada neste estudo pela investigação do grau de proporcionalidade entre a matriz de covariância fenotípica

entre localidades e a matriz residual das amostras estudadas. Ambas as matrizes foram calculadas com base no logaritmo natural dos valores das medidas craniais, empregando uma análise de variância multivariada (MANOVA). A associação entre autovetores destas matrizes foi avaliada através do cálculo do coeficiente de correlação de Spearman (Sokal e Rohlf, 1981).

Neste procedimento, a rejeição da hipótese nula está condicionada a não verificação de significância na correlação entre os dois autovetores, indicando que as duas matrizes não são proporcionais (Lande, 1979; Lofsvold, 1988). Nestas circunstâncias, a hipótese alternativa de seleção natural é então assumida. Para o cálculo da intensidade de seleção agindo no fenótipo multivariado por gerações, a equação (1) (Lande, 1979) é rearranjada:

$$\sum_0^{t-1} \nabla \ln \bar{W} = \mathbf{G}^{-1} [\bar{\mathbf{z}}_{(1)} - \bar{\mathbf{z}}_{(2)}]$$

, onde  $\mathbf{G}^{-1}$  é a inversa da matriz de covariância genética aditiva, (substituída pela matriz fenotípica residual) e os valores médios inicial e final  $\bar{\mathbf{z}}_{(1)}$  e  $\bar{\mathbf{z}}_{(2)}$  são substituídos pelos valores das populações comparadas.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Índices Etários e Correlações

#### 4.1.1. Descrição dos Índices Etários

As seguintes modificações devidas ao desgaste da superfície de oclusão da dentição molariforme foram descritas e estão exemplificadas na Fig. 5.

##### Molar 1 ( $M^1$ )

1. Cúspides principais completas. Muros anterior e mediano completamente cobertos por esmalte.
2. Cúspides principais fracamente desgastadas. Paredes internas esmaltadas do metacone e hipocone limitando uma pequena área com o componente de dentina aparente. Muros anterior e mediano completamente cobertos por esmalte.
3. Áreas internas de dentina entre metacone e hipocone desgastadas. Área análoga entre protocone e paracone com o componente interno de dentina incipiente. Muros anterior e mediano presentes, mas no último o componente interno de dentina já aparente.
4. Cônulo anterior com pequena área de dentina. Muro anterior com componente interno de dentina aparente. Muro mediano ainda discernível. Cúspides principais ainda discerníveis, limitando áreas de desgaste internas elípticas e bem definidas.
5. Cúspides principais muito reduzidas; cônulo anterior desgastado. Paraflexo ainda completo.
6. Paraflexo reduzido a uma dobra de esmalte aberta internamente. Muros reduzidos a cristas esmaltadas.
7. Cristas esmaltadas muito reduzidas, mas ainda discerníveis.
8. Nenhum componente interno esmaltado discernível.

##### Molar 2 ( $M^2$ )

1. Cúspides principais completas. Componente interno de dentina não ou quase não visível. Muros anteriores e medianos conspícuos.

2. Cúspides principais fracamente desgastadas. Paredes esmaltadas internas do metacone e hipocone e do protocone e paracone limitando pequenas áreas com o componente interno de dentina aparente. Muros anterior e mediano ainda inteiramente cobertos por esmalte. Perfil labial do  $M^2$  com hipoflexo atingindo  $\frac{2}{3}$  do dente exposto.
3. Áreas de dentina entre metacone e hipocone e entre protocone e paracone mais desgastadas, mas enquanto a primeira já se encontra arredondada, a segunda está ainda em uma forma de meia-lua, constricta mesialmente pelo limite interno do paraflexo. Muros anterior e mediano ainda presentes, mas no último já aparente o componente interno de dentina. Em perfil labial do  $M^2$ , o hipoflexo atinge mais do que metade da parte exposta do dente.
4. Protocone e paracone reduzidos, limitando uma ampla área de dentina. Muro anterior não mais discernível. Muro mediano presente, mas com dentina aparente. Paraflexo reduzido a aproximadamente metade de seu limite original, com a parte interna desgastada. Parte externa do paraflexo limitada pelo parastilo, como nas classes anteriores. Perfil labial do  $M^2$  com hipoflexo menor do que a metade da parte exposta do dente.
5. Cúspides principais muito reduzidas. Paraflexo reduzido a uma pequena dobra de esmalte, limitada em sua extremidade labial pelo parastilo desgastado. Duas amplas áreas de dentina separadas por cristas esmaltadas, que resultam do desgaste do meso e enterolofo e do muro mediano.
6. Paraflexo não mais visível.
7. Cristas esmaltadas muito desgastadas, mas ainda discerníveis.
8. Nenhum componente esmaltado interno identificável.

### Molar 3 ( $M^3$ )

1.  $M^3$  parcialmente ou recentemente irrompido, sem qualquer sinal de desgaste.
2. Com pouco desgaste, mas cúspides principais ainda discerníveis.
3. Desgastado mas com alguma cúspide principal ainda aparente como uma pequena elevação externa.
4. Elevação externa não mais discernível; em perfil labial, dente de forma cônica.

FIGURA 6  
Exemplos de índices de exposição das raízes dos molares

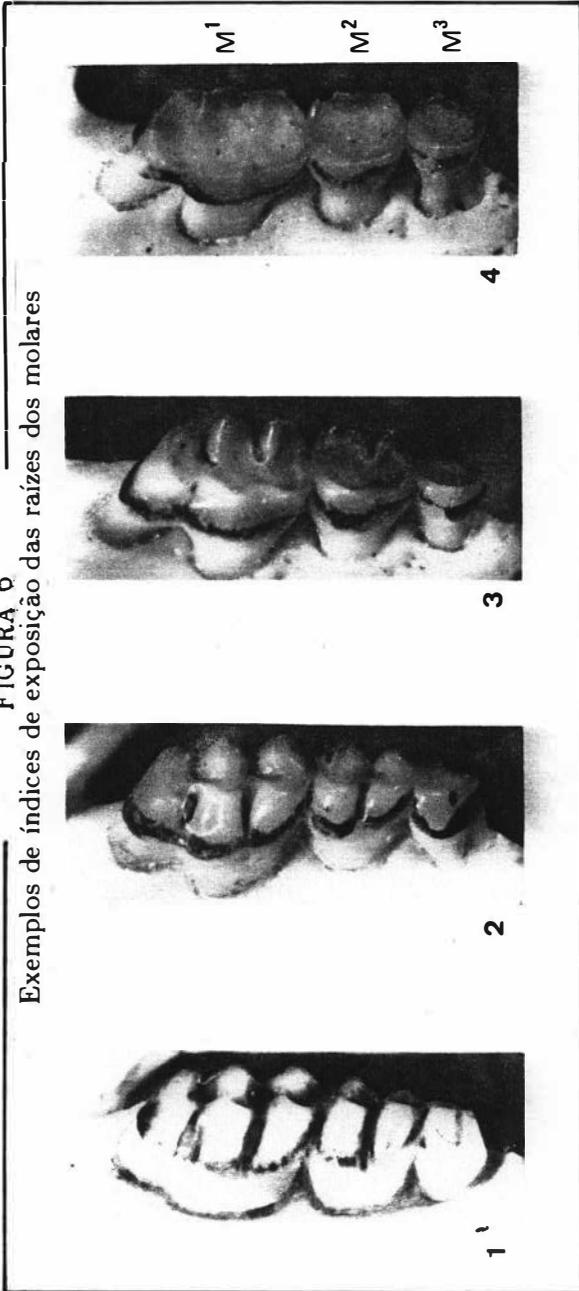
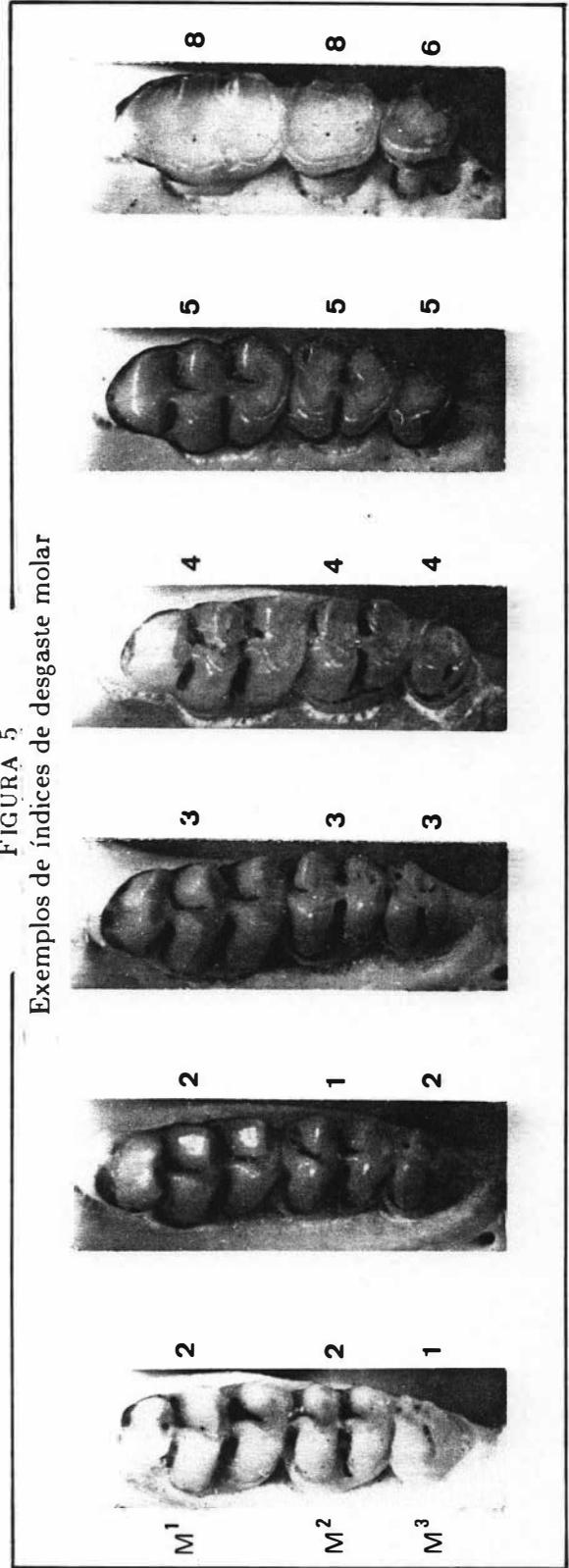


FIGURA 5  
Exemplos de índices de desgaste molar



5. Forma cônica parcialmente desgastada.
6. Superfície ampla de dentina completamente desgastada; altura da superfície exposta (exceto raízes) extremamente reduzida.

Condições de exposição das raízes dos molares (Fig. 6):

1. Raízes completamente inseridas nos alvéolos e não aparentes externamente.
2. Bifurcação das raízes do  $M^1$  aparente.
3. Raízes do  $M^1$  e  $M^2$  aparentes.
4. Raízes do  $M^1$ ,  $M^2$  e  $M^3$  aparentes.

A condição de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital foi o terceiro indexador etário investigado. Seis estádios subseqüentes de ossificação foram identificados (Fig. 7):

1. Sutura completamente aberta, podendo apresentar uma fenda ampla preenchida por um tecido translúcido em alguns crânios. Representado no exemplar de 23 dias de idade (o mais novo da série de idade conhecida) e na maioria dos indivíduos com o terceiro molar superior ainda não completamente posicionado ou recém - posicionado.
2. Sutura também preenchida por um tecido translúcido, sendo a fenda delimitada pelas bordas dos dois ossos mais estreita do que na condição anterior, podendo haver elevações laterais em ambas as bordas da sutura. Esta situação foi encontrada em indivíduos de 33 dias.
3. Um ponto opaco discernível no centro da superfície externa da sutura. Esta condição foi registrada em indivíduos sacrificados aos 60 dias de idade.
4. Área opaca em diferentes graus de expansão, formando uma camada intermediária na sutura. Os limites de cada osso e da camada intermediária podem ser ainda bem definidos e translúcidos. Ocorreu em indivíduos de 80 dias.
5. Sutura ainda discernível na superfície do crânio, pouco translúcida, evidenciando um processo de calcificação interno. Ocorreu em um indivíduo de idade conhecida de 145 dias.
6. Sutura completamente obliterada, não mais translúcida e em geral não mais discernível em sua superfície externa.

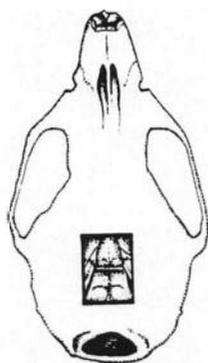


FIGURA 7

Exemplos de índices de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital

#### 4.1.2 Padrões de Correlação entre Índices Etários Craniodentais

O efeito de fatores ambientais e geográficos sobre os indexadores etários foi avaliado pela comparação das magnitudes de correlação entre os índices em amostras selecionadas com base no tipo de vegetação, estação do ano e sítio de origem. A estrutura hierárquica dos tipos vegetacionais (capoeira e capinzal) dentro de estações (seca e chuvosa) em cada um dos dois sítios de Caruaru (Terra Vermelha e Serra da Quitéria) permitiu investigar os efeitos desses fatores ambientais comparativamente. As magnitudes de correlação entre índices estão listadas nos Apêndices 2, 3, e 4.

Análises de amostras isoladas de machos e fêmeas proporcionaram magnitudes de correlação semelhantes entre índices em cada sítio dentro de cada estação (Apêndice 2). Com base neste resultado, os sexos foram agrupados para aumentar o tamanho das amostras nas análises dos efeitos de vegetação, estação e sítio de origem.

As correlações entre índices nos dois tipos de vegetação também se mostraram semelhantes dentro de amostras de cada estação e sítio. Apenas no sítio Serra da Quitéria, na estação seca, as amostras das duas vegetações diferiram nos níveis de correlação entre molares e sutura e molares e raízes, respectivamente baixos na vegetação de capinzal e intermediários na vegetação de capoeira (Apêndice 3). Diferenças mais perceptíveis, por outro lado, revelam-se na comparação das correlações nas amostras das duas estações do ano analisadas, independentemente do tipo de vegetação.

Consideradas as semelhanças entre os padrões de correlação das amostras vegetacionais, optou-se por agrupá-las para outra análise de correlação entre índices craniodentais por estação. Este procedimento permitiu a confirmação de um defi-

nido padrão sazonal de redução das correlações entre os índices, também evidenciado nas análises por sexo (Apêndice 2). Este padrão está sumarizado na Fig. 8. Os valores das magnitudes de correlação entre índices etários, enquanto respectivamente intermediários e altos nos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria na estação chuvosa, convergem para valores muito baixos na amostra da estação seca em ambos os sítios.

A variação geográfica nos padrões de classes de magnitudes de correlação entre os índices etários craniodentais foi investigada em amostras populacionais de 31 sítios de dez diferentes municípios do Nordeste. Cinco padrões gerais puderam ser classificados a partir das semelhanças entre magnitudes de correlação dos índices de cada amostra. Estes padrões não estão estruturados geograficamente, mas a quantidade de sítios representados em cada padrão pode refletir a frequência com que a hipótese nula de monotonicidade temporal dos índices craniodentais é refutada em populações naturais (Fig. 9).

No primeiro padrão, as correlações entre os índices de desgaste dos três molares é sempre alta, e as correlações entre molares e sutura e entre suturas e raízes são de altas a intermediárias. Este padrão é o que melhor se ajusta à hipótese nula de monotonicidade temporal entre índices, e abrange o maior número de populações analisadas, estando presente na amostra dos sítios Três Riachos, Boa Esperança, Morro Segundo e Estiva (Feira de Santana); Várzea Canabrava (Palmeiras); Terra Vermelha (Caruaru); Tiririca (Garanhuns); Belisário, Periperi, Bela Vista e Calugi (Triunfo); Cebola, Ladeira, Sta. Rosa e Ouro (Baturité); Pimenteira, Queimada dos Martins e Cabeceira (São Benedito) e sítios Passagem e Crispim (Crato) (Fig. 9A).

Um segundo padrão apresenta correlações intermediárias a altas entre molares e entre molares e raízes, e baixas entre molares e sutura, estando presente

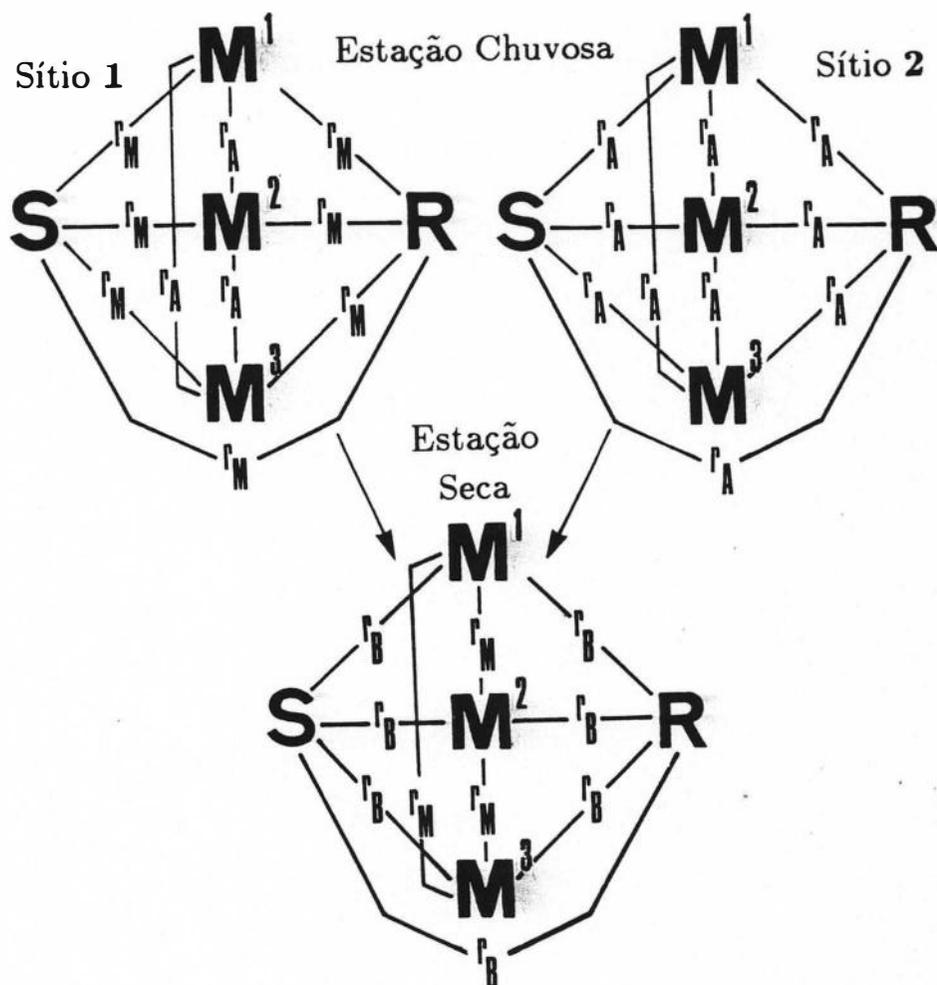


FIGURA 8

Diagramas de correlações entre índices etários nas amostras dos sítios T. Vermelha 1 e S. da Quitéria 2 nas estações chuvosa e seca  
 $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$  = molares superiores;  $R$  = raízes;  $S$  = sutura basisfenóide-basioccipital;  
 magnitudes de correlação:  $r_B = 0,0 - 0,4$ ;  $r_M = 0,4 - 0,7$ ;  $r_A = 0,7 - 1,0$

nos sítios Piraguara e Barra (São Benedito) e Floresta e Solidade (Itapagé) (Fig. 9B). O padrão do terceiro grupo de populações apresenta correlações entre molares que vão de intermediárias a altas, entre molares e raízes baixas, e entre molares e sutura de intermediárias a baixas, e está presente nos sítios Paraíso, Prata, Maia (Itapagé) e no sítio Catolé (Fig. 9C). O quarto padrão, que ocorre apenas no sítio Borgens (Triunfo), apresenta correlações intermediárias entre os molares, e baixas entre molares e raízes e entre molares e sutura (Fig. 9D). O quinto e último padrão (Fig. 9E) também foi identificado em um único sítio, Santo Antônio (Feira de Santana), e caracterizou-se por correlações muito heterogêneas entre molares, além de correlações baixas entre molares e sutura e extremamente baixas entre molares e raízes.

#### 4.2 Análise da Estrutura Etária da População de Caruaru

As freqüências (percentagens) de cada classe de idade por estação na amostra total de Caruaru estão expostas na Tabela 1. Estes números, juntamente com as indicações das fichas do SNP sobre o estado reprodutivo das fêmeas e ainda o percentual mensal de fêmeas grávidas e número médio de embriões por ninhada de *Bolomys lasiurus* em Exu (Apêndice 5) (Veiga, 1981; Almeida *et al.*, 1981), foram interpretados com base na comparação dos dados de altura de chuva nos meses de 1954 e normais pluviométricas entre os municípios de Caruaru e Quixeramobim (Figs. 2 e 3). Foi possível, então, estabelecer a época de maior atividade reprodutiva em Caruaru naquele ano, entre os meses de abril, maio e junho, extendendo-se, sob baixas freqüências de fêmeas grávidas, pelo menos até novembro. Dessa forma, a estação chuvosa concentra um maior número de nascimentos.

A maior freqüência dos representantes da idade 6 em relação às classes 4 e 5 na amostra da estação chuvosa foi interpretada como uma indicação de que

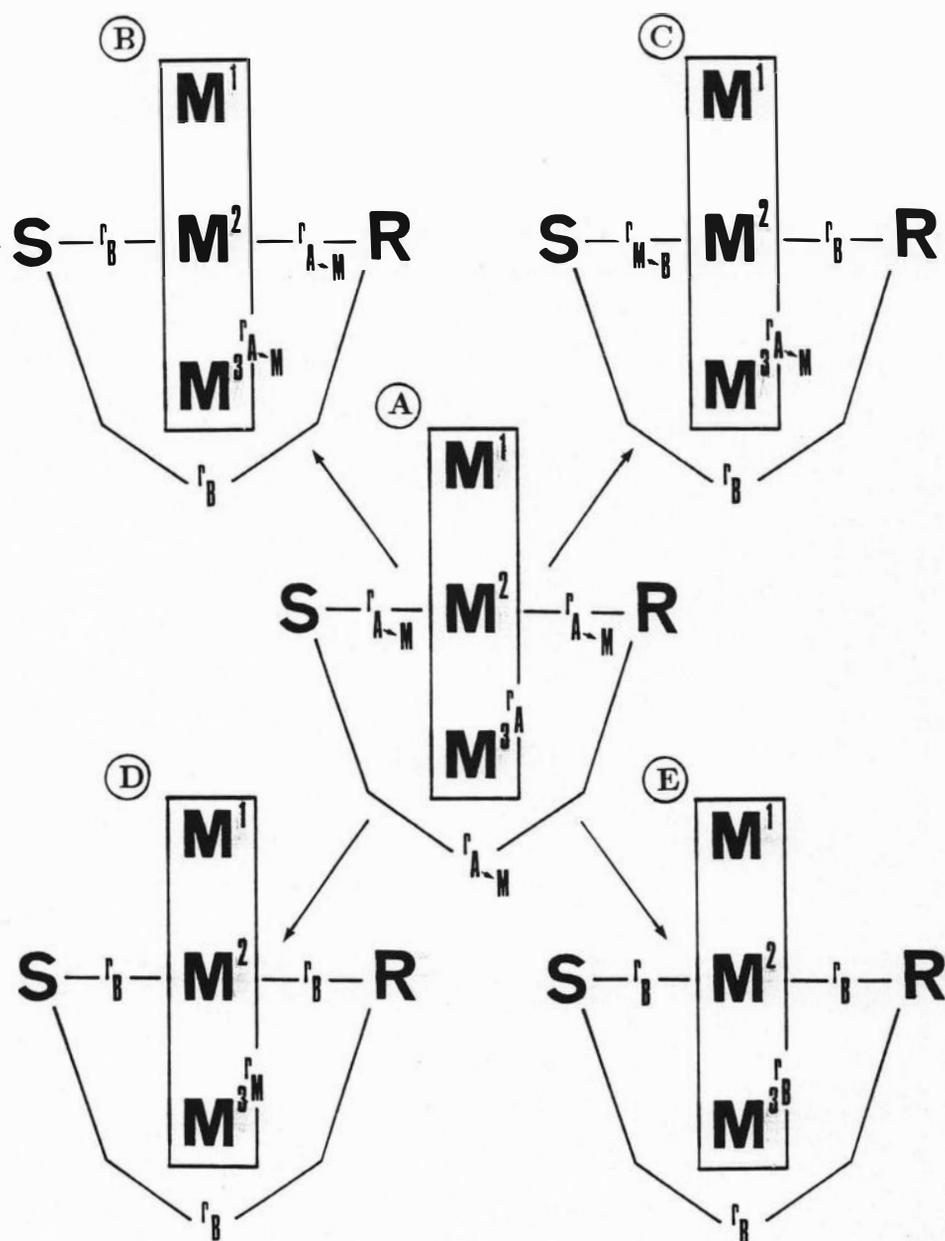


FIGURA 9

Diagramas de correlações entre índices etários nas amostras de 30 sítios de 10 municípios

(ver texto para a descrição dos padrões A, B, C, D e E)

$M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$  = molares superiores;  $R$  = raízes;  $S$  = sutura basisfenóide-basioccipital;

magnitudes de correlação:  $r_B = 0,0 - 0,4$ ;  $r_M = 0,4 - 0,7$ ;  $r_A = 0,7 - 1,0$

indivíduos daquela idade são oriundos da estação chuvosa anterior, aproximadamente um ano antes. Indivíduos das classes 4 e 5 teriam nascido durante a estação oposta, o que é corroborado pela diferença entre os números dessas classes nas amostras sazonais.

Para as análises sazonais subseqüentes, que incluem a investigação da variação craniana ao longo da ontogenia pós-desmame em cada classe etária, os resultados das classes de idade 4 e 5 foram obtidos a partir da análise da amostra da estação oposta, de forma que fosse possível acompanhar as coortes nascidas em diferentes estações.

### 4.3 Variação Não Geográfica em Dimensões Cranianas

#### 4.3.1 Variação Etária

As diferenças morfométricas entre as classes de idade relativas constituídas pela combinação dos índices de desgaste molariforme e ossificação da sutura (Apêndice 1) foram avaliadas em análises uni e multivariadas.

Diferenças altamente significativas ( $P < 0,001$ ) entre as classes de idade 2 a 6 foram encontradas em 25 caracteres cranianos em machos, e em 24 em fêmeas, nas análises de variância univariada para cada caráter craniano. Os caracteres que apresentaram diferenças significativas devidas ao efeito etário foram os mesmos entre os dois sexos, com exceção do Comp. Interparietal, que apenas apresentou diferenças significativas entre machos (Tabela 2).

A variação craniana dentro de cada classe etária e os resultados da análise a posteriori REGWF para os caracteres que apresentaram diferenças significativas entre as classes na ANOVA estão expostos na Tabela 3. Uma total discriminação entre as médias foi encontrada para seis caracteres cranianos entre os machos:

TABELA 2

Valores de F e probabilidades de verificação da hipótese nula de igualdade entre médias etárias (classes de idade 2 a 6) de 30 caracteres cranianos na amostra de Caruaru (\*\* -  $P < 0,01$ ; \* -  $P < 0,05$ ; . - não significativo)

Caracteres	Machos		Fêmeas	
	F	P	F	P
Comp. Occipito-nasal	67,24	***	93,37	***
Comp. Basilar	72,68	***	88,16	***
Comp. Nasal	30,64	***	54,90	***
Larg. Zigomático	46,85	***	58,46	***
Larg. Interorbital	8,08	***	14,30	***
Comp. Interparietal	3,23	*	0,11	ns
Larg. Bular	1,03	ns	0,45	ns
Comp. Série Molar	9,45	***	5,01	***
Comp. Frontal	18,09	***	18,30	***
Comp. Parietal	1,56	ns	0,34	ns
Comp. Basisfenóide	43,88	***	47,49	***
Larg. Nasal Ant.	16,38	***	27,21	***
Comp. Forâmen Incis.	37,17	***	46,61	***
Larg. Palatal 1	76,34	***	117,70	***
Larg. Palatal 2	77,04	***	123,14	***
Comp. Orbital	49,04	***	49,61	***
Larg. Interparietal	1,84	ns	1,09	ns
Larg. Cõnd. Occip.	6,54	***	8,89	***
Larg. Post. Crânio	5,23	***	7,40	***
Diástema	62,18	***	93,68	***
Comp. Mandibular 1	54,84	***	61,30	***
Comp. Mandibular 2	61,37	***	58,81	***
Alt. do Crânio	13,50	***	6,71	***
Larg. Proj. Caps. Nasal	43,15	***	40,56	***
Alt. Rostral	48,17	***	52,49	***
Alt. Post. Crânio	22,37	***	12,48	***
Larg. Forâmen Magno	1,13	ns	0,27	ns
Larg. entre Raízes	50,99	***	59,99	***
Larg. Craniana	1,14	ns	1,17	ns
Larg. Rostral	12,73	***	18,14	***

Comp. Occipito-nasal, Comp. Basilar, Larg. Zigomática, Diástema, Comp. Mandibular e Alt. do Rostro. Entre as fêmeas, apenas Comp. Occipito-nasal, Comp. Basilar, Larg. Zigomática e Larg. Palatal 1 mostraram médias completamente diferenciadas entre as classes etárias.

As médias de alguns caracteres, não obstante crescentes por classe de idade, apresentaram-se indistinguíveis no conjunto das classes, tanto em machos como em fêmeas: Larg. Interorbital, Comp. Frontal, Larg. Ant. do Nasal, Larg. Ext. entre Cêndilos, Larg. Craniana Posterior, Alt. Craniana, Alt. Post. do Crânio e Larg. do Rostro. As médias do Comp. da Série Molar não se distribuíram de forma crescente em relação as classes de idade em fêmeas.

Para os caracteres que apresentaram diferenças significativas na ANOVA, mas médias indistinguíveis em apenas uma fração consecutiva das classes de idade, dois padrões relacionados aos sexos puderam ser identificados. Entre machos, as médias do Comp. Basisfenóide, Comp. Orbital, Larg. Palatal 1, Larg. Palatal 2, Comp. Mandibular 1, Larg. Ext. entre Raízes Molares, Comp. Nasal, Comp. do Forâmen Incisivo e Larg. entre Projeções Capsulares do Nasal são indistinguíveis entre as classes 2 e 3, 3 e 4 ou entre 2, 3 e 4 simultaneamente. Entre fêmeas, a não diferenciação entre médias de duas classes consecutivas (Comp. Nasal, Comp. Mandibular 1, Comp. Mandibular 2, Comp. do Forâmen Incisivo, Diástema, Larg. Palatal 1, Alt. do Rostro, Comp. Orbital e Larg. Ext. entre Raízes Molares) foi devida, na maioria destes caracteres, à indistinguibilidade entre as classes 5 e 6. Apenas no Comp. Basisfenóide e na Larg. entre Projeções Capsulares do Nasal a semelhança entre médias se deu entre as classes 3 e 4 em fêmeas.

#### 4.3.2. Variação Sexual

Em todas as classes e estações, o número de caracteres em que os machos

TABELA 3

Estatística descritiva da variação etária e resultados da comparação de médias a posteriori (REGWF) da amostra de Caruaru; letras repetidas indicam subconjuntos de médias inseparáveis; valores mínimos, máximos, médias e desvio expressos em mm. Machos

idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp. Occip-nasal											
6	A	13	28,69-30,77	29,54 ± 0,67	2,28	6	A	13	2,09-3,32	2,46 ± 0,38	15,48
5	B	17	27,20-29,08	28,80 ± 0,68	2,39	2	A	29	1,97-2,97	2,42 ± 0,23	9,81
4	C	54	25,25-29,09	27,46 ± 0,77	2,82	3	BA	68	1,70-3,24	2,29 ± 0,35	15,43
3	D	68	25,23-28,36	26,86 ± 0,75	2,81	4	BA	54	1,38-3,15	2,24 ± 0,32	14,54
2	E	29	24,30-27,75	26,30 ± 0,67	2,58	5	B	17	1,85-2,76	2,14 ± 0,25	12,06
Comp. Basilar											
6	A	13	19,08-20,77	20,01 ± 0,64	3,21	6	A	11	4,41-5,02	4,73 ± 0,19	4,01
5	B	17	18,47-20,07	19,41 ± 0,47	2,42	2	A	29	4,52-4,99	4,72 ± 0,13	2,76
4	C	54	16,77-19,68	18,28 ± 0,61	3,36	3	A	67	4,03-5,12	4,71 ± 0,20	4,41
3	D	68	16,16-19,05	17,79 ± 0,61	3,43	4	A	54	4,35-5,08	4,67 ± 0,17	3,69
2	E	29	15,39-18,89	17,18 ± 0,66	3,84	5	A	16	4,42-4,86	4,65 ± 0,10	2,34
Comp. Nasal											
6	A	13	9,24-10,79	10,03 ± 0,46	4,62	6	A	13	4,57-5,33	4,90 ± 0,19	4,06
5	B	17	9,03-10,36	9,64 ± 0,40	4,22	5	B	17	4,46-4,93	4,73 ± 0,14	3,05
4	C	54	8,07-10,76	9,12 ± 0,48	5,28	4	B	54	4,38-5,02	4,70 ± 0,14	2,97
3	DC	68	7,94-9,82	8,87 ± 0,46	5,24	3	B	68	4,37-4,98	4,66 ± 0,14	3,15
2	D	29	7,61-9,83	8,58 ± 0,49	5,72	2	B	29	4,34-4,85	4,63 ± 0,11	2,52
Comp. Zigomática											
6	A	12	15,35-16,48	15,69 ± 0,30	1,92	6	A	13	10,04-11,58	10,92 ± 0,43	3,99
5	B	14	14,22-16,01	15,18 ± 0,53	3,50	5	A	17	9,91-11,88	10,77 ± 0,53	5,00
4	C	45	13,90-15,61	14,67 ± 0,41	2,79	4	B	54	9,18-11,47	10,20 ± 0,53	5,21
3	D	61	13,36-15,15	14,32 ± 0,44	3,07	3	B	68	8,78-11,49	9,97 ± 0,52	5,23
2	E	26	13,15-14,73	13,96 ± 0,39	2,85	2	B	29	8,84-10,84	9,81 ± 0,53	5,46
Comp. Forâmen Incisivo											
6	A	13	6,05-7,78	6,91 ± 0,44	6,49	6	A	13	3,73-4,35	3,92 ± 0,18	4,73
5	B	17	5,77-6,67	6,34 ± 0,23	3,76	5	B	17	3,31-4,09	3,66 ± 0,21	5,98
4	C	54	5,38-6,74	6,09 ± 0,26	4,34	4	C	53	2,99-3,58	3,30 ± 0,14	4,42
3	DC	68	5,06-6,70	5,91 ± 0,32	5,56	3	C	68	2,82-3,72	3,19 ± 0,20	6,35
2	D	29	5,29-6,55	5,81 ± 0,28	4,96	2	D	29	2,76-3,42	3,06 ± 0,14	4,64
Comp. Série Molar											
Comp. Palatal 1											
6	A	13	4,43-6,25	5,45 ± 0,57	10,48	6	A	12	3,58-4,28	3,93 ± 0,21	5,45
5	A	17	4,59-5,96	5,21 ± 0,41	7,98	5	B	17	3,33-4,06	3,65 ± 0,20	5,00
4	A	54	4,19-5,98	5,17 ± 0,42	8,13	4	C	53	2,92-3,65	3,27 ± 0,13	4,18
3	A	68	3,81-5,99	5,15 ± 0,47	9,20	3	C	68	2,78-3,81	3,15 ± 0,20	6,63
2	A	29	4,47-5,96	5,10 ± 0,38	7,45	2	D	29	2,75-3,44	3,03 ± 0,16	5,31
Comp. Parietal											
Comp. Palatal 2											

TABELA 3 (Cont.)

Estatística descritiva da variação etária e resultados da comparação de médias a posteriori (REGWF) da amostra de Caruaru; letras repetidas indicam subconjuntos de médias inseparáveis; valores mínimos, máximos, médias e desvio expressos em mm. Machos

idade	REWGF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	idade	REWGF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp. Orbital											
6	A	13	10,25-11,30	10,67 ± 0,33	3,15	6	A	13	12,45-13,73	13,13 ± 0,40	3,05
5	B	17	9,75-10,80	10,35 ± 0,27	2,66	5	B	17	12,37-13,39	12,86 ± 0,28	2,19
4	C	54	9,17-10,68	9,97 ± 0,31	3,16	4	C	54	11,58-13,01	12,25 ± 0,36	2,96
3	D	68	9,08-10,29	9,71 ± 0,29	3,08	3	C	68	11,15-12,88	12,00 ± 0,43	3,64
2	D	29	8,91-10,07	9,55 ± 0,24	2,55	2	D	29	10,65-12,38	11,55 ± 0,37	3,23
Larg. Interparietal											
6	A	13	6,20-8,81	8,23 ± 0,71	8,62	6	A	11	11,80-13,11	12,50 ± 0,45	3,62
3	B	68	6,29-9,19	7,79 ± 0,63	8,12	5	B	16	11,69-12,50	12,06 ± 0,24	2,06
2	B	29	6,85-8,64	7,77 ± 0,47	6,14	4	C	51	10,52-12,30	11,48 ± 0,39	3,43
5	B	17	6,81-8,81	7,74 ± 0,53	6,90	3	D	65	10,05-11,80	11,14 ± 0,40	3,63
4	B	53	5,27-8,88	7,73 ± 0,65	8,48	2	E	28	9,90-11,67	10,75 ± 0,34	3,23
Larg. entre Córdilos											
5	A	17	6,58-7,13	6,78 ± 0,14	2,15	6	A	13	9,05-9,71	9,38 ± 0,23	2,53
6	BA	12	6,39-6,98	6,70 ± 0,18	2,73	5	B	16	8,74-9,44	9,04 ± 0,22	2,46
4	RAC	54	6,22-7,23	6,65 ± 0,20	3,02	4	CB	54	8,29-9,53	8,92 ± 0,24	2,76
3	H C	68	6,05-7,12	6,57 ± 0,21	3,21	3	CB	68	8,26-9,54	8,85 ± 0,26	3,03
2	C	28	6,15-6,87	6,52 ± 0,18	2,82	2	C	28	8,46-9,32	8,85 ± 0,22	2,50
Larg. Post. do Crânio											
6	A	13	6,71-8,89	8,18 ± 0,58	7,16	6	A	10	5,33-5,88	5,62 ± 0,22	3,94
5	BA	17	7,51-8,50	7,96 ± 0,29	3,67	5	B	12	5,02-5,73	5,31 ± 0,24	4,57
4	BC	52	7,32-8,76	7,90 ± 0,34	4,41	4	C	49	4,60-5,44	4,95 ± 0,18	3,72
3	BC	67	7,02-8,69	7,81 ± 0,37	4,76	3	C	64	4,34-5,30	4,90 ± 0,20	4,16
2	C	29	7,10-8,14	7,67 ± 0,27	3,55	2	C	26	4,47-5,18	4,80 ± 0,16	3,50
Diástema											
6	A	13	7,92-8,75	8,25 ± 0,24	2,93	6	A	13	7,88-8,37	8,09 ± 0,15	1,90
5	B	17	7,29-8,35	7,97 ± 0,30	3,85	5	B	17	7,07-8,20	7,72 ± 0,26	3,39
4	C	53	6,68-8,05	7,43 ± 0,32	4,41	4	C	54	6,89-8,01	7,44 ± 0,24	3,30
3	D	68	6,31-7,86	7,18 ± 0,33	4,66	3	D	68	6,48-7,86	7,24 ± 0,28	3,89
2	E	29	5,95-7,56	6,86 ± 0,34	4,96	2	E	29	6,48-7,56	7,06 ± 0,25	3,59
Alt. Post. do Crânio											
6	A	13	4,74-5,88	5,22 ± 0,31	6,02	6	A	13	10,45-11,57	11,07 ± 0,32	2,96
5	A	17	4,58-5,68	5,13 ± 0,26	5,22	5	A	17	10,34-11,35	10,95 ± 0,27	2,51
4	B	54	3,97-5,39	4,78 ± 0,33	6,91	4	A	54	10,29-12,00	10,92 ± 0,32	2,96
3	CB	68	3,95-5,24	4,61 ± 0,31	6,84	3	A	68	10,14-11,90	10,90 ± 0,38	3,53
2	C	29	3,89-5,30	4,47 ± 0,31	7,06	2	A	29	10,16-11,46	10,83 ± 0,33	3,12
Larg. Forâmen Magno											
5	A	17	4,89-5,39	5,10 ± 0,13	2,68	6	A	13	5,90-6,47	6,05 ± 0,16	2,72
4	A	54	4,71-5,47	5,08 ± 0,17	3,51	5	B	17	5,57-6,22	5,86 ± 0,18	3,08
3	A	68	4,70-5,49	5,04 ± 0,19	3,78	4	C	53	5,19-6,08	5,61 ± 0,18	3,32
2	A	28	4,60-5,39	5,02 ± 0,20	4,02	3	C	68	5,15-5,89	5,50 ± 0,15	2,83
6	A	12	4,60-5,34	4,99 ± 0,20	4,06	2	D	29	5,08-5,65	5,39 ± 0,14	2,74
Larg. Ruínas M-lares											
6	A	13	5,90-6,47	6,05 ± 0,16	2,72	6	A	13	10,45-11,57	11,07 ± 0,32	2,96
5	B	17	5,57-6,22	5,86 ± 0,18	3,08	5	A	17	10,34-11,35	10,95 ± 0,27	2,51
4	C	53	5,19-6,08	5,61 ± 0,18	3,32	4	A	54	10,29-12,00	10,92 ± 0,32	2,96
3	C	68	5,15-5,89	5,50 ± 0,15	2,83	3	A	68	10,14-11,90	10,90 ± 0,38	3,53
2	D	29	5,08-5,65	5,39 ± 0,14	2,74	2	A	29	10,16-11,46	10,83 ± 0,33	3,12
Larg. Craniana											
6	A	13	10,45-11,57	11,07 ± 0,32	2,96	6	A	13	7,88-8,37	8,09 ± 0,15	1,90
5	A	17	10,34-11,35	10,95 ± 0,27	2,51	5	A	17	7,07-8,20	7,72 ± 0,26	3,39
4	A	54	10,29-12,00	10,92 ± 0,32	2,96	4	C	54	6,89-8,01	7,44 ± 0,24	3,30
3	A	68	10,14-11,90	10,90 ± 0,38	3,53	3	D	68	6,48-7,86	7,24 ± 0,28	3,89
2	A	29	10,16-11,46	10,83 ± 0,33	3,12	2	E	29	6,48-7,56	7,06 ± 0,25	3,59
Largura Rostral											
6	A	13	3,59-4,27	3,88 ± 0,18	4,67	6	A	13	7,88-8,37	8,09 ± 0,15	1,90
5	A	17	3,49-4,05	3,78 ± 0,16	4,24	5	B	17	7,07-8,20	7,72 ± 0,26	3,39
3	B	68	3,27-3,92	3,61 ± 0,15	4,27	4	C	54	6,89-8,01	7,44 ± 0,24	3,30
2	B	29	3,19-3,81	3,60 ± 0,16	4,25	3	D	68	6,48-7,86	7,24 ± 0,28	3,89
4	B	54	3,26-3,99	3,60 ± 0,15	4,59	2	E	29	6,48-7,56	7,06 ± 0,25	3,59

TABELA 3 (Cont.)

Estadística descritiva da variação etária e resultados da comparação de médias a posteriori (REGWF) da amostra de Caruaru; letras repetidas indicam subconjuntos de médias inseparáveis; valores mínimos, máximos, médias e desvio expressos em mm. Fêmeas

idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp. Occipito-nasal											
6	A	16	28,28-29,73	28,92 $\pm$ 0,45	1,56	6	A	16	4,18-4,94	4,53 $\pm$ 0,20	4,51
5	B	11	27,18-29,74	28,37 $\pm$ 0,67	2,38	5	B	11	4,02-4,58	4,37 $\pm$ 0,17	4,00
4	C	46	25,67-28,90	27,12 $\pm$ 0,62	2,30	4	C	45	3,65-4,77	4,08 $\pm$ 0,20	4,93
3	D	79	24,85-28,08	26,28 $\pm$ 0,66	2,52	3	C	79	3,59-4,53	3,97 $\pm$ 0,19	4,85
2	E	23	23,95-27,25	25,41 $\pm$ 0,88	3,47	2	D	23	3,37-4,06	3,75 $\pm$ 0,20	5,55
Comp. Basilar											
6	A	16	18,60-20,76	19,44 $\pm$ 0,57	2,98	6	A	16	2,94-3,67	3,21 $\pm$ 0,16	5,22
5	B	11	18,11-20,01	18,97 $\pm$ 0,57	3,01	5	B	11	2,65-3,39	2,98 $\pm$ 0,17	5,80
4	C	46	16,47-19,61	18,00 $\pm$ 0,58	3,24	4	CB	46	2,55-3,25	2,90 $\pm$ 0,11	4,11
3	D	79	16,13-18,73	17,29 $\pm$ 0,56	3,25	3	C	79	2,49-3,26	2,83 $\pm$ 0,14	5,12
2	E	23	15,47-17,65	16,48 $\pm$ 0,62	3,76	2	C	23	2,64-3,29	2,80 $\pm$ 0,13	4,98
Comp. Série Molar											
6	A	16	9,10-10,35	9,86 $\pm$ 0,32	3,25	5	A	16	6,04-6,81	6,45 $\pm$ 0,25	3,95
5	A	11	8,86-10,32	9,71 $\pm$ 0,39	4,09	6	A	11	5,93-7,00	6,48 $\pm$ 0,31	4,85
4	B	46	8,67-10,03	9,02 $\pm$ 0,44	4,97	4	B	46	5,40-6,61	6,05 $\pm$ 0,25	4,27
3	C	79	7,68-9,82	8,61 $\pm$ 0,45	5,28	3	C	79	5,09-6,44	5,79 $\pm$ 0,28	4,84
2	D	23	7,23-8,82	8,14 $\pm$ 0,42	5,20	2	D	23	5,13-5,94	5,55 $\pm$ 0,20	3,74
Comp. Forâmen Incisivo											
Comp. Interparietal											
6	A	16	14,03-15,07	15,51 $\pm$ 0,36	2,38	6	A	16	3,01-4,33	3,61 $\pm$ 0,19	5,08
5	B	10	14,55-15,50	15,12 $\pm$ 0,32	2,15	5	B	11	3,27-4,14	3,69 $\pm$ 0,23	6,46
4	C	43	13,60-15,49	14,44 $\pm$ 0,44	3,08	4	C	46	2,99-3,67	3,30 $\pm$ 0,15	4,67
3	D	63	13,12-15,08	14,07 $\pm$ 0,39	2,83	3	D	79	2,73-3,51	3,12 $\pm$ 0,15	5,02
2	E	20	12,35-14,35	13,49 $\pm$ 0,55	4,10	2	E	23	2,51-3,24	2,90 $\pm$ 0,18	6,29
Comp. Palatal 1											
6	A	11	4,58-5,14	4,85 $\pm$ 0,15	3,22	6	A	15	3,55-4,12	3,85 $\pm$ 0,14	3,87
5	BA	11	4,53-5,07	4,79 $\pm$ 0,18	3,85	5	A	10	3,34-4,22	3,77 $\pm$ 0,24	6,60
4	BC	46	4,32-5,10	4,68 $\pm$ 0,16	3,45	4	B	45	2,92-3,63	3,26 $\pm$ 0,14	4,36
3	C	79	4,22-5,12	4,62 $\pm$ 0,16	3,55	3	C	79	2,67-3,45	3,07 $\pm$ 0,16	5,26
2	D	23	3,98-4,89	4,49 $\pm$ 0,15	3,54	2	D	23	2,50-3,20	2,85 $\pm$ 0,20	7,08
Comp. Palatal 2											

TABELA 3 (Cont.)

Estadística descriptiva da variação etária e resultados da comparação de médias a posteriori (REGWF) da amostra de Caruaru; letras repetidas indicam subconjuntos de médias inseparáveis; valores mínimos, máximos, médias e desvio expressos em mm. Fêmeas

idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	idade	REGWF	n	Min-Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp. Orbital A											
6	A	16	9,74-11,07	10,40 ± 0,31	2,99	6	A	15	12,35-14,00	13,02 ± 0,41	3,18
5	A	11	9,72-10,84	10,25 ± 0,30	3,01	5	B	11	12,12-13,06	12,73 ± 0,27	2,17
4	B	46	9,23-10,56	9,80 ± 0,30	3,14	4	B	46	11,46-13,00	12,12 ± 0,36	3,02
3	C	78	8,98-10,49	9,53 ± 0,28	3,01	3	CB	79	10,90-12,69	11,73 ± 0,39	3,36
2	D	23	8,75-10,06	9,28 ± 0,31	3,34	2	C	23	10,17-12,22	11,24 ± 0,52	4,65
Larg. Interparietal											
5	A	11	6,76-8,80	7,84 ± 0,60	4,36	5	A	14	11,26-13,12	12,04 ± 0,44	3,72
6	A	16	7,38-8,52	7,93 ± 0,34	7,69	2	A	11	4,81-5,17	5,04 ± 0,12	2,43
4	A	46	6,43-8,75	7,75 ± 0,49	6,43	3	A	79	4,53-5,50	5,02 ± 0,18	3,67
3	A	79	5,98-8,76	7,67 ± 0,59	7,73	4	A	46	4,42-5,47	5,01 ± 0,16	3,28
2	A	23	5,60-9,04	7,58 ± 0,70	9,30	6	A	14	4,74-5,35	4,98 ± 0,17	3,46
Larg. entre Côndilos											
5	A	11	6,39-6,97	6,72 ± 0,17	2,63	6	A	16	5,57-6,20	5,94 ± 0,20	3,41
6	BA	15	6,38-7,05	6,68 ± 0,19	2,92	5	A	11	5,62-6,06	5,88 ± 0,13	2,34
4	BC	46	6,13-7,07	6,55 ± 0,21	3,21	4	B	46	5,29-5,87	5,59 ± 0,14	2,57
3	DC	79	5,99-6,88	6,49 ± 0,20	3,13	3	C	79	5,07-5,80	5,43 ± 0,15	2,90
2	D	23	5,83-6,99	6,35 ± 0,28	4,41	2	D	23	4,90-5,62	5,29 ± 0,18	3,52
Larg. Post. Crânio											
6	A	16	7,53-9,05	8,10 ± 0,39	4,81	6	A	16	10,03-11,57	10,99 ± 0,44	4,07
5	BA	11	7,28-8,54	7,96 ± 0,38	4,88	5	A	11	10,09-11,99	10,91 ± 0,50	4,64
4	BAC	46	6,87-8,51	7,81 ± 0,40	5,13	3	A	79	10,02-11,63	10,86 ± 0,34	3,14
3	BC	75	6,95-8,44	7,69 ± 0,33	4,34	4	A	46	9,97-11,61	10,80 ± 0,38	3,59
2	C	22	7,01-8,23	7,54 ± 0,32	4,32	2	A	23	10,24-11,34	10,76 ± 0,28	2,64
Diastema											
6	A	16	7,35-8,78	8,05 ± 0,31	3,88	6	A	16	3,54-4,06	3,82 ± 0,16	4,23
5	A	11	7,55-8,17	7,84 ± 0,21	2,79	5	B	11	3,40-3,84	3,65 ± 0,13	3,64
4	B	46	6,69-7,90	7,30 ± 0,27	3,70	4	CB	46	3,20-3,98	3,61 ± 0,15	4,31
3	C	78	6,20-7,65	6,94 ± 0,29	4,22	3	CD	79	3,14-3,85	3,53 ± 0,14	4,00
2	D	23	5,90-7,06	6,54 ± 0,32	4,92	2	D	23	3,24-3,66	3,46 ± 0,10	3,17
Larg. Proj. Capsulares											
6	A	15	4,95-5,73	5,31 ± 0,21	4,09	6	A	16	10,03-11,57	10,99 ± 0,44	4,07
5	B	10	5,00-5,29	5,11 ± 0,08	1,70	5	A	11	10,09-11,99	10,91 ± 0,50	4,64
4	C	43	4,30-5,62	4,92 ± 0,22	4,51	3	A	79	10,02-11,63	10,86 ± 0,34	3,14
3	C	74	4,49-5,19	4,78 ± 0,17	3,56	4	A	46	9,97-11,61	10,80 ± 0,38	3,59
2	D	20	4,14-4,91	4,59 ± 0,18	4,06	2	A	23	10,24-11,34	10,76 ± 0,28	2,64
Larg. Rostral											
6	A	16	7,56-8,20	7,86 ± 0,17	2,17	6	A	16	3,54-4,06	3,82 ± 0,16	4,23
5	A	11	7,46-8,27	7,71 ± 0,28	3,74	5	B	11	3,40-3,84	3,65 ± 0,13	3,64
4	B	46	6,68-7,89	7,32 ± 0,25	3,47	4	CB	46	3,20-3,98	3,61 ± 0,15	4,31
3	C	79	6,49-7,84	7,08 ± 0,28	4,04	3	CD	79	3,14-3,85	3,53 ± 0,14	4,00
2	D	23	6,50-7,24	6,85 ± 0,21	3,11	2	D	23	3,24-3,66	3,46 ± 0,10	3,17

apresentam-se em maiores dimensões é sempre superior ao número de caracteres em que as fêmeas são maiores. Esta diferença em médias se torna menos acentuada na classe de idade 5, onde as fêmeas são maiores em dez dos 30 caracteres nas amostras das duas estações.

As análises de dimorfismo sexual efetuadas por classe de idade da amostra total de Caruaru (Tabela 4) revelaram um decréscimo consecutivo no número de caracteres significativamente dimórficos ao longo das fases de desenvolvimento pós-desmame, em uma tendência que foi corroborada pelas análises das coortes nascidas em diferentes estações. Esta tendência mostrou-se mais acentuada entre os indivíduos nascidos na estação chuvosa, que apresentaram um decréscimo substancial do número de caracteres dimórficos já a partir da classe 3 (Tabela 5).

Cabe notar que nestes resultados não se observa uma associação constante entre a redução do número de caracteres dimórficos e a diminuição do tamanho das amostras, que poderia ser uma causa espúria da variação observada nos níveis de significância do dimorfismo nas classes. O tamanho da amostra unicamente não pode justificar a redução do dimorfismo na amostra da classe de idade 4 da coorte nascida durante a estação chuvosa; da mesma forma, em amostras menores (e.g. idade 2), não se observa uma tão substancial redução no número de caracteres dimórficos.

#### **4.3.3. Variação Sazonal**

Para investigar as possíveis causas das alterações observadas nos níveis de significância do dimorfismo sexual entre as amostras sazonais, amostras de cada sexo da população de Caruaru foram analisadas isoladamente por estação de coleta.

Os resultados da análise dos componentes principais possibilitaram a detecção de um padrão geral na variação craniana entre as gerações nascidas nas

TABELA 4

Níveis de significância do dimorfismo sexual por classe de idade  
 (amostra reunida dos sítios T. Vermelha e S. da Quitéria)  
 (\*\*\*) -  $P < 0,001$ ; \*\* -  $P < 0,01$ ; \* -  $P < 0,05$ ; . - não significativo)

Caracteres	Idades				
	2	3	4	5	6
Comp. Occipito-nasal	***	***	*	.	**
Comp. Basilar	***	***	*	*	**
Comp. Nasal	***	***	.	.	.
Larg. Zigomático	***	***	*	.	.
Larg. Interorbital	***	***	.	.	.
Comp. Interparietal	.	.	.	.	.
Larg. Bular	**	.	.	.	.
Comp. Série Molar	.	.	.	.	.
Comp. Frontal	.	.	.	.	.
Comp. Parietal	.	.	*	.	*
Comp. Basisfenóide	***	.	*	.	.
Larg. Nasal Ant.	.	*	.	.	.
Comp. Forâmen Incis.	***	*	.	.	***
Larg. Palatal 1	***	**	.	.	.
Larg. Palatal 2	***	**	.	.	.
Comp. Orbital	***	***	**	.	*
Larg. Interparietal	.	.	.	.	.
Larg. Cônd. Occip.	**	*	*	.	.
Larg. Post. Crânio	.	*	.	.	.
Diástema	***	***	*	.	.
Comp. Mandibular 1	*	***	.	.	.
Comp. Mandibular 2	***	***	**	.	*
Alt. do Crânio	**	*	*	.	***
Larg. Proj. Caps. Nasal	***	***	.	*	***
Alt. Rostral	***	***	*	.	***
Alt. Post. Crânio	.	.	.	***	.
Larg. Forâmen Magno	.	.	.	.	.
Larg. entre Raízes	*	**	.	.	.
Larg. Craniana	.	.	.	.	.
Larg. Rostral	***	***	.	*	.

TABELA 5

Níveis de significância do dimorfismo sexual por classe de idade e por estação de nascimento (amostra reunida dos sítios T. Vermelha e S. da Quitéria)  
(\*\*\* -  $P < 0,001$ ; \*\* -  $P < 0,01$ ; \* -  $P < 0,05$ ; . - não significativo)

Caracteres - Idades	nascidos na estação chuvosa				nascidos na estação seca			
	2	3	4	5	2	3	4	5
Comp. Occipito-nasal	**	.	.	.	*	***	*	*
Comp. Basilar	***	.	.	*	**	***	**	.
Comp. Nasal	**	.	.	.	*	**	.	.
Larg. Zigomático	***	.	*	.	*	**	.	.
Larg. Interorbital	.	.	.	.	**	***	*	*
Comp. Interparietal	.	.	.	.	.	.	.	.
Larg. Bular	*	.	.	.	.	*	*	.
Comp. Série Molar	.	.	.	.	.	.	.	.
Comp. Frontal	.	.	.	.	.	.	.	*
Comp. Parietal	.	.	.	.	.	.	.	.
Comp. Basisfenóide	***	.	.	.	.	*	.	.
Larg. Nasal Ant.	.	.	.	.	.	*	.	.
Comp. Forâmen Incis.	**	.	.	.	**	*	.	*
Larg. Palatal 1	***	.	.	*	*	*	.	.
Larg. Palatal 2	***	.	.	**	*	**	.	.
Comp. Orbital	***	**	*	.	.	**	.	.
Larg. Interparietal	.	.	.	.	.	*	.	.
Larg. Cõnd. Occip.	**	.	.	.	.	.	*	.
Larg. Post. Crânio	.	.	.	.	.	*	.	.
Diástema	***	.	.	.	*	***	**	*
Comp. Mandibular 1	***	.	.	.	*	***	.	.
Comp. Mandibular 2	***	.	.	.	*	***	*	.
Alt. do Crânio	**	.	.	.	.	*	*	.
Larg. Proj. Caps. Nasal	***	.	.	.	**	**	.	*
Alt. Rostral	**	.	*	.	*	***	.	.
Alt. Post. Crânio	.	.	.	***	.	.	.	*
Larg. Forâmen Magno	.	.	.	.	.	.	.	.
Larg. entre Raízes	**	.	.	**	.	*	.	*
Larg. Craniana	.	.	.	.	*	.	.	.
Larg. Rostral	**	*	.	.	.	*	.	**

diferentes estações. Os sinais positivos da quase totalidade dos coeficientes do autovetor do primeiro componente principal em quase todas as classes de idade analisadas (Tabela 6) indicam que, nestes casos, o primeiro autovetor pode ser interpretado como um eixo de tamanho (Strauss, 1985). Apenas entre fêmeas da classe 5 foi constatado um número maior de caracteres com sinais negativos, evidenciando alometrias contrárias ao eixo de maior variação.

As projeções no espaço multivariado do primeiro e segundo componentes principais (Figs. 10 e 11) revelaram que os centróides das amostras de coortes comparadas no intervalo compreendido entre as classes 2 e 5 diferenciam-se em relação ao primeiro componente principal. Nas classes 2 e 5, as projeções dos indivíduos de cada estação estão totalmente separadas, com os nascidos durante a estação chuvosa apresentando menores escores do que os da estação seca. Esta tendência também é constatada na análise das projeções das classes 3 e 4, sendo que nestas a separação total não é evidenciada.

As projeções dos escores individuais de fêmeas no espaço dos dois primeiros componentes principais revelam um padrão semelhante ao observado entre machos. Embora mais superpostas, as dispersões da classe 2 de cada estação apresentam uma tendência análoga de separação em relação ao eixo de tamanho. A superposição é maior nas projeções das classes 3 e 4, em que os menores escores dos nascidos na estação chuvosa são mantidos. Na análise da classe de idade 5, a diferenciação dos representantes de cada estação deu-se em relação ao segundo componente principal (Fig. 11). Ainda neste caso, os resultados são comparáveis aos observados entre machos, constatando-se a distinção entre as gerações sazonais em relação ao eixo de tamanho. De fato, os sinais positivos dos coeficientes do segundo autovetor indicam que o segundo eixo, que responde por 23,7% da variação

TABELA 6

Percentual da variância total representada e coeficientes de cada caráter em relação ao primeiro e segundo autovetores extraídos de amostras de estações opostas agrupadas por classe etária

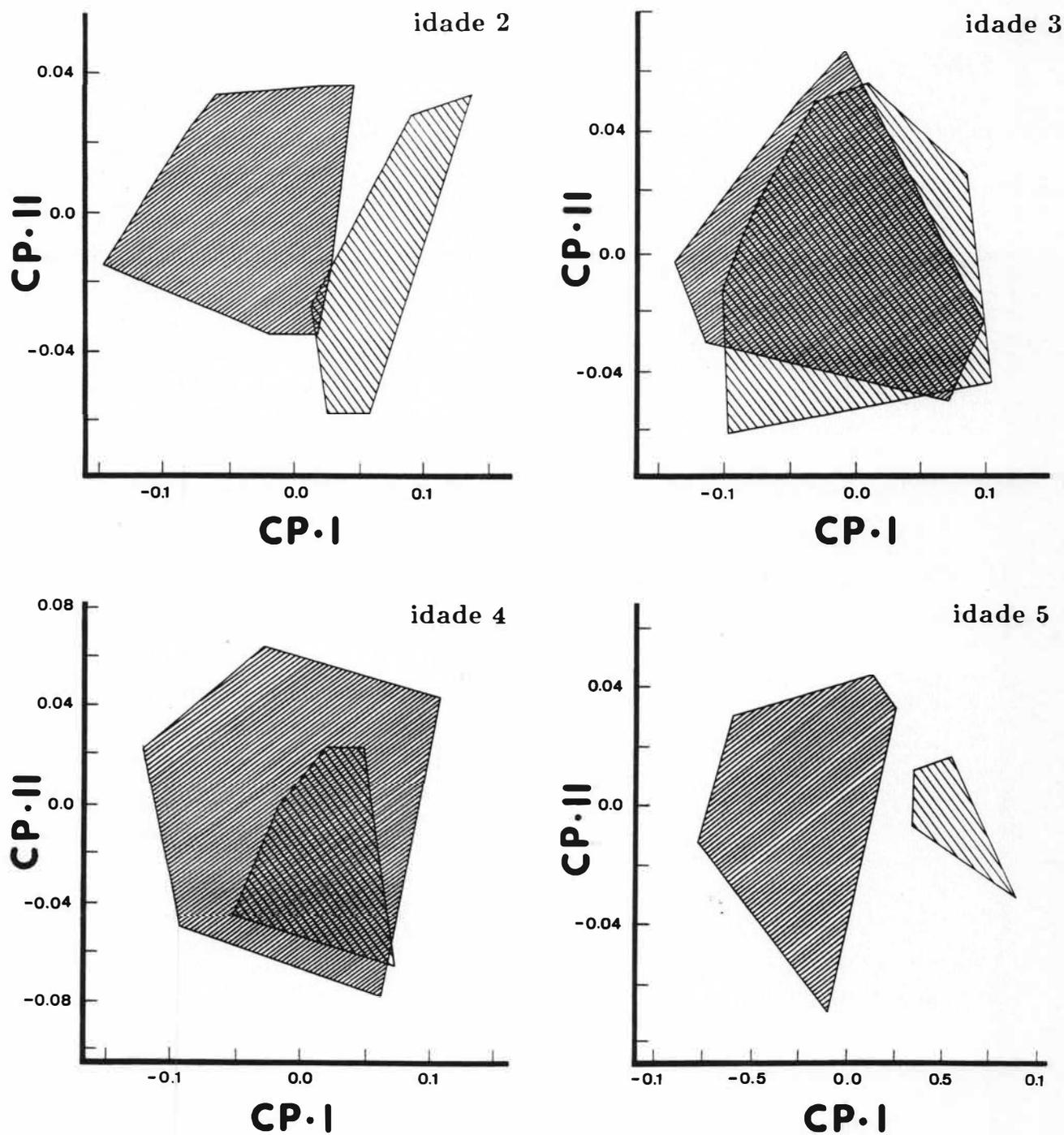
Machos	Idade 2		Idade 3		Idade 4		Idade 5	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
	40%	12%	40%	11%	35%	12%	40%	18%
CON	0,185	-0,005	0,187	0,132	0,218	-0,025	0,137	-0,034
CB	0,267	-0,032	0,209	0,183	0,248	-0,001	0,144	0,124
CN	0,362	0,164	0,273	0,264	0,298	-0,272	0,230	0,152
LI	0,126	0,090	0,122	0,112	0,207	-0,007	0,256	0,211
CSM	0,033	-0,047	0,027	0,193	0,034	0,021	0,008	-0,091
CF	0,134	-0,095	0,133	0,171	0,244	0,187	0,039	-0,512
CBF	0,250	0,517	0,105	0,233	0,204	0,020	0,352	0,037
LAN	-0,044	0,196	0,128	0,039	0,189	0,050	0,220	-0,017
CFI	0,286	-0,002	0,270	0,365	0,232	-0,176	0,004	0,279
LP1	0,297	0,090	0,407	-0,327	0,197	0,513	0,449	-0,382
LP2	0,313	0,111	0,416	-0,347	0,191	0,437	0,457	-0,286
CO	0,149	0,072	0,153	0,162	0,187	0,018	0,042	-0,047
LCP	0,073	-0,107	0,088	-0,070	0,137	0,192	0,215	0,121
D	0,344	0,037	0,300	0,137	0,300	-0,030	0,187	0,162
CM1	0,229	-0,085	0,238	0,121	0,190	0,078	0,012	-0,093
AC	0,028	-0,127	0,093	0,003	0,142	-0,050	0,072	0,049
AR	0,211	0,025	0,240	0,109	0,198	0,113	0,169	0,144
APC	0,346	-0,740	0,309	-0,502	0,451	-0,439	0,176	0,205
LRM	0,116	0,068	0,155	-0,051	0,107	0,379	0,194	-0,124
LR	0,121	0,173	0,087	0,224	0,184	-0,054	0,262	0,449

Fêmeas	Idade 2		Idade 3		Idade 4		Idade 5	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
	59%	10%	35%	12%	40%	12%	47%	24%
CON	0,210	0,058	0,196	-0,026	0,211	0,025	0,027	0,245
CB	0,226	0,087	0,249	0,022	0,289	0,070	0,043	0,279
CN	0,222	0,228	0,310	-0,070	0,334	-0,371	0,119	0,445
LI	0,024	-0,086	0,081	-0,067	0,114	0,213	-0,076	0,246
CSM	0,029	0,331	0,063	0,083	0,085	0,152	0,018	0,197
CF	0,205	-0,306	0,219	0,126	0,121	0,512	-0,164	-0,242
CBF	0,261	-0,282	0,274	-0,109	0,134	0,138	0,271	0,150
LAN	-0,105	0,497	0,188	0,103	0,145	0,175	0,409	0,121
CFI	0,137	0,129	0,235	0,157	0,255	-0,170	0,077	0,345
LP1	0,290	-0,248	0,285	0,356	0,324	-0,136	0,466	-0,123
LP2	0,401	-0,114	0,248	0,481	0,261	-0,142	0,492	-0,175
CO	0,175	-0,005	0,207	-0,029	0,239	0,081	0,081	0,218
LCP	0,178	0,129	0,152	-0,031	0,132	0,451	-0,262	0,356
D	0,248	-0,110	0,306	0,041	0,319	-0,070	0,128	0,165
CM1	0,268	0,037	0,247	-0,032	0,245	0,068	0,122	0,081
AC	0,097	-0,074	0,113	-0,137	0,133	0,188	-0,092	0,126
AR	0,161	-0,049	0,225	-0,035	0,210	0,082	0,191	0,199
APC	0,463	0,484	0,340	-0,712	0,288	-0,285	-0,201	0,165
LRM	0,131	-0,047	0,155	0,154	0,199	0,036	0,101	0,012
LR	0,054	-0,175	0,093	-0,063	0,154	0,249	0,197	-0,099

FIGURA 10

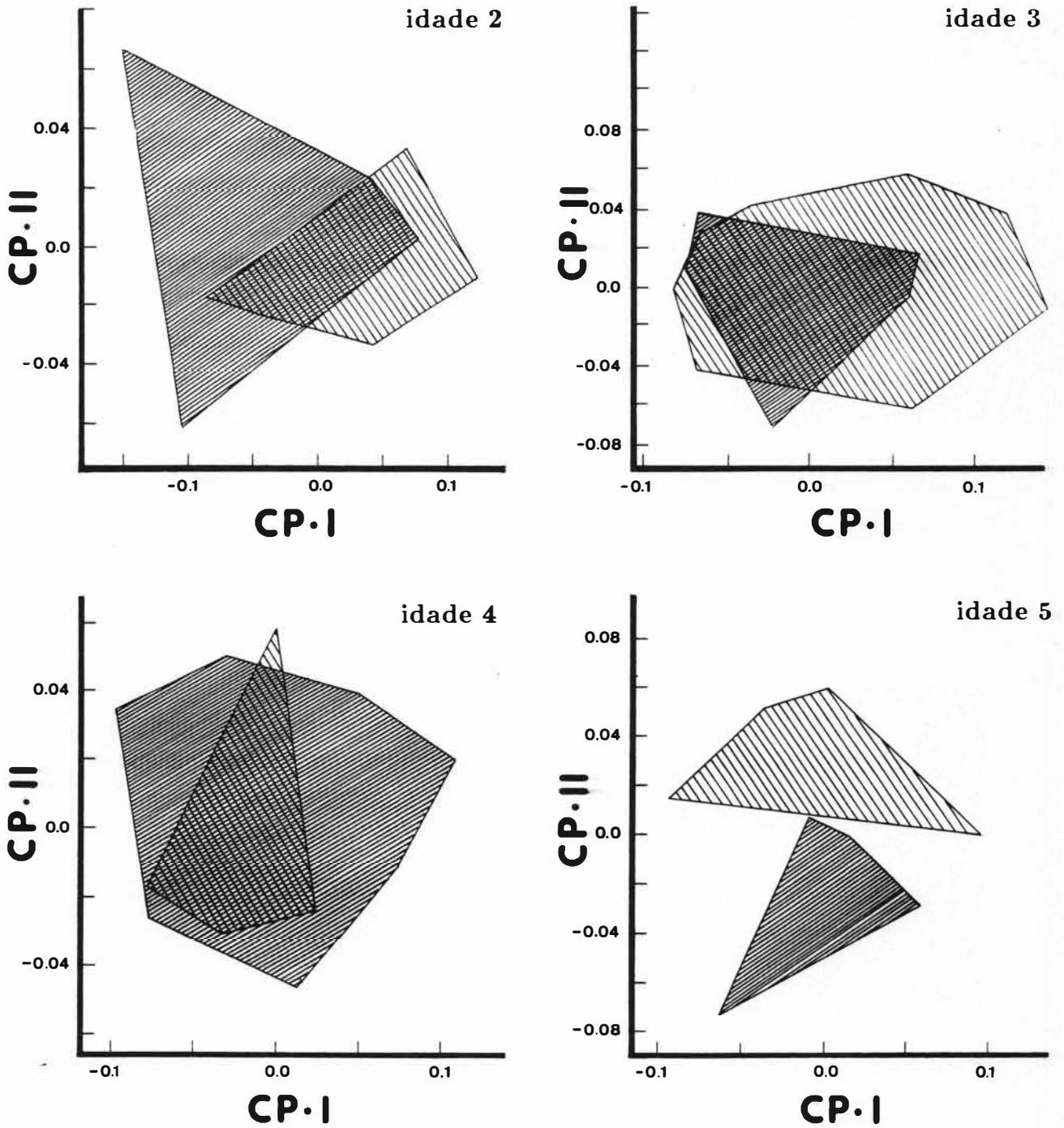
Conjuntos de escores de cada estação projetados no espaço do 1º e 2º componentes principais de cada classe etária - (machos)



 Nascidos na Estação Chuvosa  
 Nascidos na Estação Seca

FIGURA 11

Conjuntos de escores de cada estação projetados no espaço do 1° e 2° componentes principais de cada classe etária - (fêmeas)



 Nascidos na Estação Chuvosa  
 Nascidos na Estação Seca

total amostrada nesta classe e sexo, constitui o eixo de tamanho.

#### 4.4 Variação Interpopulacional em Caracteres Cranianos

Devido ao reduzido grau de dimorfismo sexual evidenciado entre indivíduos da classe etária 4 pela análise não geográfica, machos e fêmeas puderam ser agrupados para a análise de variação entre populações. Medidas univariadas de tendência central e dispersão (Tabela 7) evidenciam padrões similares para a maioria das populações, podendo-se constatar, entretanto, que a população do sítio Catolé, de Pesqueira, apresenta médias mais elevadas para a maioria dos caracteres investigados. Apenas para as larguras do palato (Larg. Palatal 1 e 2), Larg. do Crânio, Larg. do Rostro e Alt. Post. do Crânio esta população não apresenta as maiores médias. Para três destes caracteres (Larg. Palatal 1, Larg. Palatal 2 e Alt. Post. do Crânio), os maiores valores foram apresentados igualmente por uma única população, a do sítio Santo Antônio, de Feira de Santana, que, com exceção destes caracteres, só mostrou valores relativamente altos para a Larg. do Crânio. De fato, a população do sítio Santo Antônio foi a que apresentou as menores médias para Alt. do Crânio e Alt. do Rostro. Os valores mínimos nas médias da maioria dos caracteres restantes concentram-se em duas das amostras populacionais analisadas: Caruaru e Itapagé (Tabela 7).

As médias dos caracteres de maior dimensão (Comp. Occipito-nasal, Comp. Nasal, Comp. Mandibular, Comp. Orbital e Larg. do Crânio) estão em geral associadas aos maiores desvios-padrão. O cálculo do coeficiente de variação possibilitou a comparação da variabilidade dos caracteres entre populações, por preservar a maioria das relações que haviam sido evidenciadas originalmente pelos desvios-padrão, só que indexadas em forma de percentagem. Assim, é possível identificar o carácter que varia mais dentro da classe etária utilizada nesta análise

TABELA 7

Estatística descritiva da variabilidade em 15 caracteres cranianos de 10 amostras populacionais de *Bolomys lasiurus* do nordeste do Brasil (medidas expressas em mm.)

Caracteres	Caruaru (n=17) Sts. T.Vermelha e S.Quitéria			Garanhuns (n=12) St. Tiririca		
	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp Occip-nasal	26,40-28,66	27,30±0,74	2,73	26,12-28,20	27,26±0,81	2,98
Comp Nasal	8,19-10,25	9,19±0,53	5,83	8,45- 9,87	9,15±0,47	5,20
Comp Basisfen	3,83- 4,48	4,17±0,20	5,00	3,85- 4,36	4,11±0,15	3,87
Comp Forâm Incis	5,56- 6,50	6,07±0,28	4,66	5,47- 6,54	6,09±0,36	6,05
Larg Palatal 1	2,99- 3,53	3,25±0,16	4,95	3,04- 3,78	3,39±0,19	5,88
Larg Palatal 2	2,92- 3,41	3,20±0,14	4,40	2,97- 3,81	3,37±0,22	6,53
Comp Orbital	9,23-10,53	9,80±0,36	3,74	9,29-10,48	9,97±0,30	3,05
Diástema	6,91- 7,72	7,31±0,23	3,22	6,77- 8,06	7,51±0,37	4,97
Comp Mandib 1	11,61-12,67	12,07±0,35	2,97	11,40-12,58	12,12±0,31	2,56
Alt do Crânio	8,52- 9,53	8,87±0,28	3,22	8,38- 9,76	8,95±0,36	4,04
Alt Rostral	7,03- 7,74	7,35±0,22	3,02	7,00- 7,87	7,32±0,23	3,18
Alt Post Crânio	4,33- 5,39	4,81±0,31	6,46	4,38- 5,31	4,84±0,30	6,29
Larg entre Raízes	5,19- 5,80	5,53±0,18	3,27	5,23- 5,90	5,47±0,18	3,41
Larg Craniana	9,97-11,39	10,74±0,40	3,72	10,36-11,84	11,00±0,45	4,10
Larg Rostral	3,20- 3,98	3,63±0,20	5,54	3,41- 4,03	3,65±0,17	4,73

Caracteres	Triunfo (n=17) St. Borgens			Triunfo (n=12) Sts. Belisário e Periperi		
	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp Occip-nasal	26,98-28,65	27,78±0,50	1,82	26,46-29,10	27,92±0,70	2,53
Comp Nasal	8,50- 9,62	9,18±0,32	3,57	8,56-10,09	9,46±0,45	4,83
Comp Basisfen	3,93- 4,52	4,21±0,15	3,69	3,98- 4,76	4,30±0,19	4,44
Comp Forâm Incis	5,29- 6,36	6,01±0,29	4,87	5,63- 7,00	6,32±0,31	4,91
Larg Palatal 1	3,11- 3,76	3,44±0,19	5,60	3,05- 3,70	3,40±0,17	5,04
Larg Palatal 2	3,00- 3,77	3,42±0,21	6,33	2,99- 3,60	3,34±0,16	4,94
Comp Orbital	9,46-10,58	10,00±0,29	2,92	9,39-10,74	10,09±0,29	2,96
Diástema	6,98- 7,92	7,50±0,31	4,19	7,03- 8,20	7,63±0,28	3,71
Comp Mandib 1	11,81-12,72	12,32±0,24	2,02	11,87-13,15	12,44±0,34	2,74
Alt do Crânio	8,55- 9,31	8,93±0,22	2,50	8,33- 9,20	8,86±0,22	2,49
Alt Rostral	7,08- 7,69	7,40±0,16	2,27	7,02- 8,07	7,48±0,27	3,66
Alt Post Crânio	4,26- 5,16	4,72±0,26	5,62	4,39- 5,21	4,80±0,22	4,62
Larg entre Raízes	5,31- 5,90	5,56±0,15	2,73	5,26- 5,85	5,55±0,17	3,06
Larg Craniana	10,42-11,52	10,90±0,27	2,52	10,04-11,28	10,63±0,32	3,04
Larg Rostral	3,38- 3,83	3,59±0,12	3,40	3,28- 3,87	3,57±0,15	4,46

TABELA 7 (Cont.)

Estatística descritiva da variação em 15 caracteres cranianos de 10 amostras populacionais de *Bolomys lasiurus* do nordeste do Brasil (medidas expressas em mm.)

Caracteres	São Benedito (n=17) Sts. Pimenteira, Queimada dos Martins e Cabeceiras			Itapagé (n=17) Sts. Paraíso e Prata 1		
	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp Occip-nasal	26,01-28,45	27,48±0,71	2,58	26,16-29,28	27,35±0,76	2,78
Comp Nasal	8,52- 9,56	9,06±0,30	3,36	7,91- 9,42	8,87±0,43	4,86
Comp Basisfen	3,88- 4,49	4,21±0,16	3,83	3,86- 4,61	4,10±0,20	4,95
Comp Forâm Incis	5,53- 6,48	5,93±0,28	4,81	5,16- 6,43	5,87±0,32	5,52
Larg Palatal 1	3,08- 3,52	3,35±0,13	4,10	3,16- 3,61	3,36±0,14	4,26
Larg Palatal 2	3,06- 3,61	3,30±0,15	4,74	3,02- 3,73	3,34±0,16	4,97
Comp Orbital	9,38-10,47	9,93±0,29	2,99	9,21-10,38	9,90±0,30	3,12
Diástema	6,81- 8,07	7,58±0,32	4,33	6,73- 8,12	7,52±0,31	4,23
Comp Mandib 1	11,72-12,75	12,15±0,30	2,48	11,73-12,87	12,28±0,33	2,75
Alt do Crânio	8,36- 9,13	8,82±0,22	2,53	8,33- 9,11	8,76±0,22	2,51
Alt Rostral	6,90- 7,78	7,29±0,25	3,43	6,84- 7,70	7,31±0,22	3,08
Alt Post Crânio	4,26- 5,20	4,71±0,26	5,71	4,41- 5,26	4,77±0,26	5,47
Larg entre Raízes	5,30- 5,86	5,54±0,17	3,19	5,27- 5,87	5,49±0,16	3,08
Larg Craniana	9,28-11,10	10,57±0,49	4,66	10,09-11,43	10,73±0,31	2,96
Larg Rostral	3,35- 3,85	3,58±0,16	4,66	3,28- 3,80	3,52±0,12	3,44

Caracteres	Pesqueira (n=14) St. Catolé			Crato (n=16) Sts. Passagem e Crispim		
	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp Occip-nasal	27,23-29,72	28,72±0,84	2,92	26,54-28,94	27,72±0,76	2,74
Comp Nasal	9,17-10,57	9,77±0,41	4,29	8,64-10,70	9,41±0,57	6,05
Comp Basisfen	4,21- 4,82	4,51±0,19	4,34	3,69- 4,46	4,16±0,23	5,71
Comp Forâm Incis	5,99- 6,63	6,34±0,20	3,28	5,54- 6,66	6,08±0,33	5,54
Larg Palatal 1	3,17- 3,61	3,39±0,13	4,02	3,15- 3,66	3,48±0,15	4,42
Larg Palatal 2	3,17- 3,72	3,44±0,17	4,94	3,05- 3,72	3,40±0,20	5,94
Comp Orbital	9,79-10,86	10,42±0,30	2,89	9,51-10,20	9,91±0,21	2,19
Diástema	7,18- 8,46	7,82±0,38	4,93	7,12- 8,08	7,57±0,28	3,75
Comp Mandib 1	12,17-13,03	12,66±0,31	2,47	11,81-12,83	12,40±0,26	2,17
Alt do Crânio	8,88- 9,54	9,17±0,20	2,24	8,61- 9,30	8,98±0,20	2,32
Alt Rostral	7,20- 7,97	7,60±0,24	3,17	6,93- 7,75	7,36±0,21	2,95
Alt Post Crânio	4,49- 5,59	4,89±0,28	5,76	3,84- 5,39	4,83±0,38	8,00
Larg entre Raízes	5,41- 5,94	5,66±0,17	3,07	5,29- 5,79	5,55±0,15	2,77
Larg Craniana	10,40-11,42	10,86±0,29	2,74	10,52-11,23	10,84±0,20	1,90
Larg Rostral	3,33- 3,75	3,54±0,10	2,97	3,40- 3,98	3,73±0,17	4,63

Caracteres	Feira de Santana (n=22) Sts. Três Riachos, B. Esperança Morro 2º. e Estiva			Feira de Santana (n=12) St. Santo Antonio		
	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV	Min - Max	$\bar{X} \pm DP$	CV
Comp Occip-nasal	26,66-30,24	27,84±0,71	2,57	26,44-28,27	27,51±0,48	1,74
Comp Nasal	8,91-10,50	9,47±0,43	4,56	8,29- 9,88	9,21±0,46	5,02
Comp Basisfen	3,92- 4,61	4,25±0,17	4,13	3,83- 4,38	4,12±0,17	4,33
Comp Forâm Incis	5,65- 6,75	6,16±0,26	4,21	5,46- 6,49	6,05±0,35	5,89
Larg Palatal 1	2,90- 3,59	3,26±0,20	6,20	3,31- 3,71	3,52±0,12	3,60
Larg Palatal 2	2,78- 3,53	3,24±0,19	5,95	3,34- 3,68	3,50±0,09	2,61
Comp Orbital	9,77-10,71	10,16±0,25	2,49	9,57-10,23	9,97±0,19	1,98
Diástema	7,13- 8,33	7,70±0,25	3,27	7,27- 8,03	7,71±0,22	2,93
Comp Mandib 1	10,58-13,23	12,39±0,53	4,28	11,44-12,57	12,21±0,30	2,52
Alt do Crânio	8,70- 9,45	8,94±0,23	2,60	8,36- 9,17	8,75±0,25	2,89
Alt Rostral	6,90- 7,93	7,38±0,23	3,23	6,89- 7,44	7,23±0,19	2,70
Alt Post Crânio	4,23- 5,47	4,71±0,28	6,09	4,38- 5,50	4,97±0,39	7,95
Larg entre Raízes	5,12- 5,75	5,41±0,17	3,30	5,27- 5,67	5,53±0,13	2,45
Larg Craniana	10,28-11,43	10,96±0,33	3,04	10,56-11,61	10,94±0,28	2,64
Larg Rostral	3,29- 4,03	3,59±0,18	5,07	3,24- 3,80	3,52±0,16	4,70

como sendo a Alt. Post. do Crânio, que apresentou um valor de CV médio de 6,20. Para o Comp. Occipito-nasal, que apresenta os mais altos valores de desvios-padrão, evidencia-se o menor valor médio de CV (2,54), indicando que as populações analisadas são muito pouco variáveis em relação a esta dimensão inclusiva do crânio.

A maior amplitude relativa na variação dos caracteres está na Larg. Palatal 2, com o maior valor de CV expresso na amostra de Garanhuns e o mais baixo para a amostra do sítio Santo Antônio (Feira de Santana).

A análise dos coeficientes de variação mostra também que a população do sítio Santo Antônio (Feira de Santana) é a que exhibe os menores valores para o maior número de caracteres: Comp. Occipito-nasal, Larg. Palatal 1 e 2, Comp. Orbital, Diástema e Larg. entre Côndilos Occipitais, apesar de apresentar um coeficiente de variação relativamente alto para a Alt. Post. do Crânio e Comp. do Forâmen Incisivo. Outras duas populações reúnem os menores valores de CV para a maioria dos caracteres restantes: a população do sítio Borgens (Triunfo), com os menores valores para o Comp. Basisfenóide, Comp. Mandibular e Alt. do Rostro, e a população do sítio Catolé (Pesqueira), de CV menor para o Comp. do Forâmen Incisivo, Alt. do Crânio e Larg. do Rostro. Estes resultados são indicação de que a variação dentro de cada uma destas populações apresenta-se comparativamente homogênea em relação à variação evidenciada pelas médias das populações. Por outro lado, a amostra de Crato e a amostra do sítio Tiririca (Garanhuns) apresentam valores mais altos de CV, indicando uma maior heterogeneidade em relação à variação evidenciada pelas médias.

Não obstante a inexistência de diferenças conspícuas entre as médias, a análise de variância univariada detectou diferenças significativas devidas ao efeito geográfico entre as populações (Tabela 8) para todos os caracteres, com exceção

da Alt. Post. do Crânio. Nesta aplicação do modelo da análise de variância, as diferenças impostas pelo efeito da variável independente, representada pelas diferentes localidades, não são resultantes de diferentes tratamentos experimentais, mas efeitos amostrados aleatoriamente de uma população de efeitos geográficos, assim determinando a aplicação da análise de variância modelo II, que possibilita repartir os componentes de variância atribuíveis ao efeito das diferentes localidades (componentes interpopulacionais) e dos componentes intrapopulacionais de variação craniana (Tabela 8).

O efeito geográfico corresponde em média a 12,7% da variação craniana em *B. lasiurus*. O caráter em que a variação interpopulacional foi mais elevada foi o Comp. Basisfenóide, que apresentou uma proporção de 20,33%, enquanto a mais baixa proporção de variação interpopulacional foi evidenciada na Alt. Post. do Crânio, com 0,59%. Baixas proporções de variação interpopulacional foram características das dimensões de largura e altura do crânio, enquanto as medidas de comprimento apresentaram valores mais altos de variação entre as populações.

A diferenciação entre amostras populacionais foi também avaliada no contexto multivariado pela análise de variáveis canônicas. Os valores das distâncias de Mahalanobis (Tabela 9) expressam o grau de diferenciação morfométrica entre pares de populações. Uma distância notadamente baixa pode ser verificada entre as amostras de São Benedito e Fortaleza; por outro lado, os valores mais elevados encontram-se em algumas comparações das populações dos sítios Catolé (Pesqueira) e Santo Antônio (Feira), a maior distância ocorrendo na comparação entre estas duas amostras.

A dispersão dos escores individuais destas duas populações no espaço definido pelo primeiro e segundo componentes principais (Fig. 12) é aproximadamente paralela ao primeiro eixo, indicando que nesta fração ontogenética não há alteração



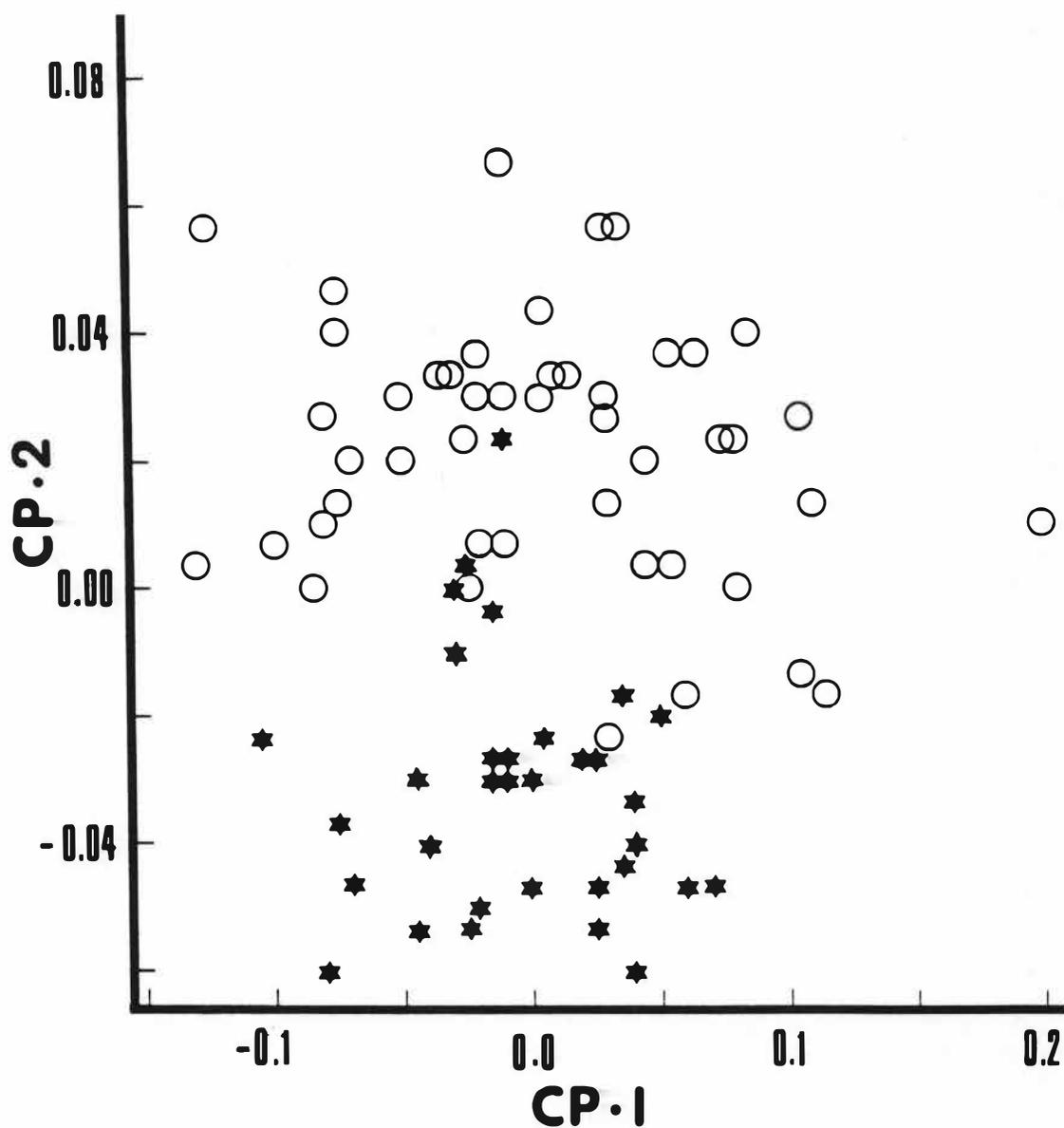


FIGURA 12

Projeção dos escores individuais no espaço do 1° e 2° componentes principais extraídos da matriz de covariância dos logaritmos dos valores originais da amostra reunida dos sítios Sto. Antônio (Feira) e Catolé (Pesqueira)

na forma craniana dependente do tamanho. A análise também evidencia uma quase completa separação das duas amostras em relação ao segundo componente, indicando diferenças na forma entre as populações em questão, por conseguinte invariantes a efeitos do crescimento.

#### 4.5 Estrutura de Covariação Craniana em Populações de *Bolomys lasiurus*

A integração entre os componentes cranianos nas populações de *B. lasiurus* foi avaliada em amostras do intervalo ontogenético compreendido entre as classes etárias 3 e 5. Foram incluídas nesta análise amostras das duas estações do ano da população do sítio Terra Vermelha (Caruaru), que haviam-se diferenciado na análise de variação sazonal, para que pudesse ser investigada a estabilidade das estruturas de covariância craniométrica em relação a este tipo de variação temporal.

As matrizes de variâncias e covariâncias foram obtidas a partir de quinze caracteres amostrando as regiões orofacial, neurocraniana e dimensões mais inclusivas dos crânios de cada amostra populacional. A comparação dos autovetores dos dois primeiros componentes principais de cada amostra pelo  $\chi^2$  de Anderson revelou que uma proporção significativamente maior da variação morfométrica é explicada pelo primeiro componente para a maioria das populações (Tabela 10). Por outro lado, testes para a hipótese nula de igualdade do segundo ao quinto autovalores são raramente significativos, sugerindo que somente a primeira raiz característica da matriz de covariância de cada população seja distinta.

Os coeficientes dos caracteres em relação ao primeiro autovetor revelam-se similarmente relacionados entre quase todas as populações (Tabela 11). Algumas dimensões orofaciais - Larg. Palatais 1 e 2, Comp. Nasal e Díastema - apresentam maiores coeficientes em quase todas as amostras, sempre positivamente

TABELA 10

Autovalores dos cinco componentes principais de cada amostra,  $\chi^2$  de Anderson e probabilidades de igualdade entre o 1° e 2° e entre 2°, 3°, 4° e 5° autovalores

Loc	n	Autovalores					$\chi^2$ de Anderson			
		Prin1	Prin2	Prin3	Prin4	Prin5	$\chi^2_{Prin1-2}$	P	$\chi^2_{Prin2-5}$	P
Car11	70	0,6764	0,0851	0,0524	0,0408	0,0299	64,65	0,001	20,96	0,01
Car12	99	0,3469	0,0856	0,0634	0,0365	0,0282	44,96	0,001	37,35	0,001
Gar	43	0,4233	0,0820	0,0579	0,0432	0,0222	26,20	0,001	18,11	0,05
Tril	40	0,4135	0,0851	0,0513	0,0445	0,0347	22,75	0,001	8,99	ns
Tri2	65	0,4911	0,1062	0,0524	0,0425	0,0326	14,87	0,001	26,84	0,01
Pesq	50	0,4739	0,0603	0,0468	0,0308	0,0275	45,74	0,001	10,06	ns
Crat	49	0,4220	0,0967	0,0680	0,0484	0,0332	24,84	0,001	15,08	ns
Fort	30	0,3424	0,0883	0,0616	0,0447	0,0296	12,83	0,001	9,47	ns
SBen1	40	0,3576	0,0672	0,0559	0,0395	0,0302	25,19	0,001	7,44	ns
Fei1	63	0,5043	0,0757	0,0504	0,0472	0,0295	49,75	0,001	13,74	ns
Fei2	34	0,1942	0,0833	0,0512	0,0389	0,0244	5,91	0,025	13,26	ns

TABELA 12

Coefficiente de correlação vetorial entre cada par de populações (triângulo superior), obtido pelo produto interno dos elementos do primeiro componente principal de cada amostra, e correspondentes ângulos de divergência entre autovetores (triângulo inferior)

	Car11	Car12	Gar	Tri1	Tri2	Pesq	Crat	Fort	SBe1	Fei1	Fei2
C11		0,989	0,988	0,990	0,987	0,981	0,986	0,987	0,976	0,989	0,956
C12	8,51		0,979	0,983	0,988	0,988	0,991	0,987	0,976	0,980	0,975
Gar	8,88	11,63		0,987	0,983	0,964	0,970	0,972	0,969	0,980	0,940
Tr1	8,19	10,65	9,30		0,985	0,957	0,976	0,970	0,959	0,978	0,933
Tr2	9,09	8,77	10,69	9,83		0,971	0,982	0,974	0,980	0,987	0,969
Pes	11,05	8,91	15,33	16,86	13,88		0,979	0,995	0,968	0,975	0,984
Cra	9,77	7,68	14,09	12,49	10,87	11,70		0,980	0,977	0,982	0,962
For	9,41	9,40	13,61	14,14	13,21	5,80	11,49		0,963	0,981	0,975
SB1	12,53	12,66	14,35	16,37	11,49	14,49	12,20	15,61		0,985	0,959
Fe1	8,52	11,49	11,53	12,03	9,10	12,75	10,96	11,23	10,05		0,960
Fe2	17,10	12,91	19,93	21,07	14,39	10,33	15,79	12,90	16,54	16,32	

TABELA 11

Coeficientes do primeiro (parte superior) e segundo (parte inferior) autovetores de cada amostra populacional

	Caruaru1	Caruaru2	Garanhuns	Triunfol	Triunfo2	Pesqueira	Crato	Fortaleza	Ipu1	Feira1	Feira2
	n = 70	n = 99	n = 43	n = 40	n = 65	n = 50	n = 49	n = 30	n = 40	n = 63	n = 34
CON	0,217	0,215	0,189	0,189	0,191	0,239	0,193	0,228	0,189	0,201	0,175
CN	0,340	0,279	0,287	0,274	0,292	0,341	0,323	0,334	0,272	0,303	0,342
CBF	0,254	0,240	0,207	0,210	0,210	0,319	0,287	0,344	0,280	0,305	0,271
CFI	0,225	0,292	0,237	0,258	0,265	0,272	0,275	0,264	0,210	0,178	0,298
LP1	0,403	0,378	0,424	0,438	0,425	0,317	0,396	0,356	0,462	0,433	0,338
LP2	0,446	0,396	0,483	0,493	0,437	0,330	0,431	0,353	0,392	0,435	0,249
CO	0,191	0,220	0,180	0,189	0,175	0,210	0,211	0,212	0,188	0,149	0,220
D	0,332	0,356	0,319	0,310	0,291	0,351	0,327	0,344	0,278	0,280	0,319
CM1	0,193	0,250	0,237	0,230	0,213	0,224	0,211	0,209	0,205	0,191	0,236
AC	0,067	0,107	0,104	0,098	0,095	0,109	0,117	0,132	0,045	0,136	0,143
AR	0,237	0,246	0,173	0,228	0,218	0,252	0,213	0,231	0,194	0,236	0,254
APC	0,245	0,274	0,281	0,172	0,295	0,317	0,264	0,247	0,397	0,304	0,368
LRM	0,184	0,170	0,146	0,208	0,199	0,167	0,135	0,170	0,193	0,193	0,187
LC	0,052	-0,004	0,127	0,047	-0,012	0,044	-0,074	0,072	-0,021	0,018	-0,018
LR	0,124	0,126	0,137	0,135	0,211	0,124	0,085	0,147	0,091	0,148	0,219
CON	0,160	0,062	0,159	0,103	0,128	-0,045	0,048	-0,081	-0,036	0,180	-0,010
CN	0,422	0,006	0,005	0,132	0,295	-0,077	0,108	-0,184	-0,151	0,111	-0,207
CBF	0,202	0,064	0,116	-0,072	0,206	-0,093	-0,130	-0,084	0,173	0,252	-0,026
CFI	0,209	-0,143	0,412	0,146	0,633	0,103	0,229	-0,249	-0,324	0,492	0,570
LP1	-0,486	-0,294	-0,432	-0,313	-0,315	0,251	-0,294	0,191	0,326	-0,486	0,146
LP2	-0,554	-0,357	-0,447	-0,335	-0,398	0,489	-0,374	0,083	0,293	-0,476	0,250
CO	0,165	0,073	0,158	0,095	0,110	-0,067	-0,001	-0,197	-0,025	0,172	0,078
D	0,143	-0,033	0,209	0,068	0,158	0,119	-0,051	-0,191	-0,020	0,170	0,078
CM1	0,128	0,074	0,116	0,045	0,065	-0,030	0,034	-0,090	-0,039	0,124	0,029
AC	0,112	0,247	0,178	0,020	0,000	-0,056	0,161	-0,032	0,001	0,027	-0,044
AR	0,059	0,054	0,067	0,177	0,089	-0,005	0,065	-0,100	-0,035	0,081	0,025
APC	0,168	0,797	0,467	0,826	-0,299	-0,764	0,786	0,859	-0,645	0,274	-0,721
LRM	-0,142	-0,110	-0,162	-0,026	-0,169	-0,007	-0,153	0,007	0,235	-0,157	0,086
LC	0,103	-0,179	0,077	0,012	-0,157	-0,052	-0,070	0,023	-0,028	0,002	-0,042
LR	0,164	0,017	-0,184	-0,038	0,032	0,240	-0,092	0,110	0,412	0,060	-0,011

alométricos. Apenas nas populações do sítio Catolé (Pesqueira) e do sítio Santo Antônio (Feira) as duas dimensões de largura do palato não apresentam os maiores coeficientes. Alt. do Crânio e Larg. Craniana apresentam invariavelmente os menores coeficientes em relação ao primeiro componente principal em todas as populações. Os coeficientes do Comp. Occipito-nasal, Comp. Orbital, Comp. Mandibular e Alt. Rostral apresentam magnitudes ligeiramente inferiores ao valor normalizado de crescimento isométrico de 0,258, obtido como o recíproco da raiz quadrada do número de dimensões medidas ( $\frac{1}{\sqrt{p}}$ ; Jolicoeur, 1963), indicando que crescem, no intervalo ontogenético considerado, a uma taxa um pouco menor do que os caracteres que apresentam maior variação. Alt. Post. do Crânio e Comp. Basisfenóide apresentam coeficientes de magnitude variável na comparação entre populações. A Alt. Post. do Crânio apresenta coeficientes próximos à condição de crescimento isométrico na maioria das populações, mas relativamente elevados no sítio Santo Antônio e na amostra de São Benedito; o Comp. Basisfenóide apresenta coeficientes intermediários na maioria das populações, mas relativamente altos no sítio Catolé (Pesqueira), na amostra de Fortaleza e na primeira amostra de Feira de Santana.

A determinação dos ângulos de inclinação entre autovetores do primeiro componente principal (Tabela 12) possibilitou a comparação das estruturas de covariância, na fração ontogenética considerada, entre pares de populações. Os sinais positivos da quase totalidade dos coeficientes no primeiro autovetor de cada população possibilitam interpretá-lo como um eixo de tamanho generalizado. Uma alta correlação evidencia-se entre populações em relação a variação sumarizada por este eixo, com uma correlação média de 0,971 e ângulo médio de divergência de

TABELA 13

Coefficientes de correlação não-paramétrica de Kendall e Spearman e probabilidades associadas de ausência de proporcionalidade entre a matriz de covariância fenotípica das localidades agrupadas e a matriz residual; produtos internos entre autovetores de cada matriz e ângulos de divergência associados

Kendall	P	Spearman	P	Prod.Int.	ângulo
0,92	< 0,001	0,98	< 0,001	0,999	2,56°
0,62	< 0,001	0,79	< 0,001	0,863	30,34°

TABELA 14

Coefficientes do primeiro e segundo autovetores e significância das correlações com o 1° Comp. Principal da amostra reunida dos sts. Catolé (Pesqueira) e Sto. Antônio (Feira)

Caracteres	1° C.P.	2° C.P.
Comp. Occipito-nasal	0,235***	0,143**
Comp. Nasal	0,351***	0,172*
Comp. Basisfenóide	0,327***	0,258***
Comp. Forâmen Incisivo	0,295***	0,278***
Larg. Palatal 1	0,291***	-0,567***
Larg. Palatal 2	0,287***	-0,540***
Comp. Orbital	0,221***	0,160**
Diástema	0,342***	-0,034ns
Comp. Mandibular 1	0,231***	0,077ns
Alt. do Crânio	0,129***	0,229***
Alt. Rostral	0,266***	0,191***
Alt. Post. Crânio	0,313***	-0,251**
Larg. entre Raízes	0,177***	0,044ns
Larg. Craniana	0,029ns	0,014ns
Larg. Rostral	0,143***	0,056ns

13,84°.

#### **4.6 Teste de Deriva Genética Aleatória e Seleção Natural**

As comparações dos autovetores do primeiro e segundo componentes principais das matrizes residual e geral, através de análises de correlação não paramétrica de Kendall e Spearman para os elementos dos autovetores, assim como pelo cálculo do coeficiente de correlação vetorial dos mesmos autovetores, indicaram uma grande probabilidade de existência de proporcionalidade entre as matrizes de variância e covariância fenotípica entre e dentro de populações (Tabela 13).

## 5. DISCUSSÃO

Análises da variação morfométrica no nível infraespecífico objetivam a detecção de padrões quantitativos da variabilidade morfológica, através do isolamento e caracterização dos componentes intra e interpopulacionais. Os estudos de evolução fenotípica fundamentam-se na argumentação de que as forças evolutivas agem sobre o fenótipo, e de que modificações sutis na morfologia entre populações relacionadas - evidências da formação de unidades evolutivas independentes - podem ainda ser analisadas com o objetivo da compreensão dos processos envolvidos na divergência entre populações.

O estudo da variação morfológica e evolução fenotípica em roedores está estruturado na análise das informações contidas nos ossos do crânio e na mandíbula. As dimensões cranianas em mamíferos refletem modificações tróficas e sensoriais associadas aos componentes orofacial e neurocraniano, que têm origens embriológicas independentes e se apresentam diferentemente relacionados ao longo da ontogenia (Zelditch, 1988). A documentada variabilidade craniana entre mamíferos, que constitui a base da sistemática morfológica neste *taxon*, é uma boa medida de quanto os componentes cranianos estão sujeitos à ação de forças evolutivas. Estas qualidades da variação craniana contribuem para que se espere que os caracteres morfométricos estejam correlacionados com a *aptidão* dos indivíduos (Mainly, 1985; Grant e Grant, 1989), e que as modificações identificadas no crânio possam ser interpretadas no contexto das forças evolutivas que podem ter agido para determinar os padrões identificados.

## 5.1 Correlações entre Índices Etários Craniodentais

### 5.1.1 Padrões Intrapopulacionais.

O desgaste da superfície de oclusão da dentição molariforme tem sido amplamente utilizado para indexar a idade relativa em amostras de roedores silvestres. Diversos autores têm sustentado que nos grupos que apresentam molares braquiodontes, este é um processo muito seguro para estabelecer as idades dos componentes de uma população (Breakey, 1963; Pearson, 1967; Feito *et al.*, 1981). Voss (1991) reconheceu o desgaste dos molares como o único critério pelo qual a idade de espécimens silvestres do gênero *Zygodontomys* poderia ser estimada, embora admitisse que o desconhecimento da variação nas taxas de atrição em indivíduos contemporâneos ou de diferentes amostras sazonais, anuais, ou geograficamente isoladas resulte em que o desgaste molar apenas proporcione um índice aproximado de idade relativa dentro de amostras homogêneas espaço-temporais.

Poucos estudos tem objetivado determinar a magnitude da influência de fatores ambientais sobre a taxa de desgaste da dentição molariforme e sobre outros indexadores etários em populações naturais. Os efeitos da dureza diferencial do esmalte e dentina, bem como da variação no tamanho na superfície de desgaste, também não foram estudados em detalhe (Pucek e Lowe, 1975).

Em uma análise sobre a variação morfológica e estrutura de populações em *Ondatra zibethica* (Rodentia, Cricetidae) em lagos da Finlândia. Pankakoski (1983) sugeriu que a correlação negativa entre desgaste molar e peso da carcaça, assim como a variação em índices de crescimento relativo daquela espécie entre diferentes lagos estivessem relacionadas à qualidade da vegetação disponível nestes *habitats*, que condicionaria os animais a utilizarem partes vegetais desfavoráveis em maiores quantidades nas regiões de vegetação mais pobre para obter a mesma quantidade

de energia proporcionada por uma menor quantidade de alimentos mais nutritivos de ambientes favoráveis. A aplicabilidade da metodologia empregada por Pankakoski (1980, 1983) para evidenciar a variação no desgaste molar proporciona padrões tanto mais discerníveis quanto a estação de nascimentos na população estudada concentre-se em um período determinado. Nestas condições, é possível converter as idades relativas inferidas pelo desgaste molar em idades cronológicas (Pearson, 1967), geralmente expressas em meses. Com estes limites definidos, é possível evidenciar a variação no desgaste molar entre populações não confundida pela variação etária.

Não obstante um padrão marcadamente sazonal na reprodução de *Bolomys lasiurus* tenha sido evidenciado para amostras de Exu (Pernambuco) (Karimi *et al.*, 1976; Almeida *et al.*, 1981; Veiga 1981), indivíduos recém-nascidos (último molar não irrompido) foram encontrados em amostras das duas estações de Caruaru utilizadas nas análises não geográficas do presente estudo, o que impossibilitou uma conversão precisa das classes de desgaste em idades absolutas. O exame da distribuição das classes de idade relativas nas estações revela uma sazonalidade apenas em termos modais, com um número maior de nascimentos nos primeiros meses da estação chuvosa. Estas limitações determinaram que a análise dos efeitos ambientais sobre os padrões de desgaste molar em uma população fosse efetuada através da comparação com outros dois indexadores etários craniodentais. A alta correlação entre índices destes três caracteres analisados, supostos de se modificarem sincronicamente, seria alterada na circunstância de um efeito ambiental extremo sobre um deles, levando à refutação da hipótese nula estabelecida (Fig. 1). Mudanças sazonais na dureza do esmalte foram descritas em *Sorex araneus* (Insetivora: Soricidae) por Adamczwska-Andrzejewska (1966) e diferentes taxas de desgaste dental em *Meriones erythrourus* (Rodentia, Cricetidae) de diferentes

estações foram observadas por Gintlís (1959, *apud* Pucek e Lowe, 1975).

No presente estudo, apenas os sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria apresentavam amostras que permitissem analisar as modificações na estrutura de correlações entre índices etários atribuíveis à variação na vegetação característica no local da captura por estação. Nestes sítios, somente os tipos de vegetação *capoeira* e *capinzal*, em um conjunto que incluía ainda *canavial*, *milharal*, *cultura generalizada* e *brejo* como tipos de vegetação originalmente discriminados nas fichas do SNP, apresentaram amostras suficientes para a análise.

Diferentemente de outros akodontíni, as espécies do gênero *Bolomys* são consideradas predominantemente vegetarianas (Reig, 1987). *Bolomys lasiurus*, embora pouco conhecido em relação aos hábitos alimentares, é um habitante típico de campos de cultivo abandonados e áreas em sucessão (Streilein, 1982), onde são características as vegetações de *capoeira* (De La Barrera, 1960) e *capinzal*.

Embora a semelhança nos padrões de correlação entre estes tipos de vegetação analisados não possibilite generalizações para outras populações associadas a paisagens extremamente modificadas (*e.g.* monoculturas), os resultados obtidos apontam para a irrelevância dos tipos de vegetação no *habitat* característico de *B. lasiurus* sobre as correlações entre índices etários craniodentais.

A variação evidenciada entre amostras da estação chuvosa dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria (Fig. 8) é devida principalmente às diferenças nas correlações envolvendo raízes e sutura (Apêndice 1). É interessante notar que o tamanho da amostra do sítio Serra da Quitéria nesta estação é o menor entre as amostras não geográficas; é possível que esta limitação amostral esteja contribuindo para que um padrão de altas correlações evidencie-se no sítio Serra da Quitéria nesta análise. Por outro lado, baixas correlações entre molares e raízes, molares e sutura, e raízes e sutura na estação seca, que evidenciam-se nas

populações de ambos os sítios, fundamentam-se em amostras numerosas e comparáveis. Este resultado possibilitou que as amostras dos sítios Terra Vermelha e Serra da Quitéria fossem agrupadas posteriormente nas análises não geográficas de variação morfométrica, seguindo o mesmo critério utilizado para agrupar amostras de outros sítios para as análises de variação morfométrica interpopulacional. Da mesma forma, a utilização de amostras coletadas exclusivamente nas vegetações de *capoeira* e *capinzal* nas análises intrapopulacionais possibilitou eliminar da variação sazonal os possíveis efeitos de outros tipos de vegetação.

As diferenças entre as estruturas de correlação das estações seca e chuvosa estão associadas a uma diminuição geral nas magnitudes das correlações na amostra da estação seca. A ausência de correlações negativas evidencia que as modificações se dão nas taxas, e não nas direções de modificação dos índices cranio-dentais. Na amostras de exemplares coletados no fim da estação seca, em ambos os sítios, os processos de ossificação da sutura e de aparecimento das raízes dos molares evidenciaram-se mais lentos em relação ao desgaste molar do que entre os colecionados no fim da estação chuvosa.

Considera-se aqui que o desgaste molar seja o indexador etário mais facilmente alterável por estes determinantes, por resultar diretamente das taxas de atrição molar, que estão na razão imediata da dureza e volume do alimento processado. A exposição das raízes dos molariformes é bem conhecida entre roedores microtinos (Pankakoski, 1980) que apresentam molares com raízes abertas e crescem continuamente à medida em que se desgastam as superfícies de oclusão. A observação de crânios preservados em coleções e de desenhos e fotografias publicadas em revisões de outros gêneros de cricetídeos neotropicais (e.g. Carleton e Musser, 1989; Voss, 1991) evidenciou que em exemplares mais velhos os molares são empurrados para fora do maxilar, que se remodela, expondo a parte superior

das raízes dos molariformes. Parece provável que esta modificação também tenha a função de compensar a perda de altura de oclusão resultante do desgaste dos molares. Em razão desta dependência, também em relação ao nível de exposição das raízes, o desgaste dos molares é considerado aqui mais sujeito à influência ambiental. Todavia, a influência sazonal sobre os outros dois indexadores está indicada pela redução de correlações observada entre a exposição das raízes e o grau de obliteração da sutura na estação seca.

Uma interpretação menos provável da redução em correlações postularia acelerados processos de ossificação da sutura e de aparecimento das raízes dos molares em relação ao desgaste molar. A avaliação definitiva das causas intrínsecas da variação evidenciada dependeria, entretanto, de uma análise detalhada da plasticidade dos indexadores etários empregados em uma população de idade real controlada, o que escapa às limitações do presente trabalho.

A variação sazonal na disponibilidade e dureza do alimento foi constatada em outros ambientes marcadamente sazonais, apresentando-se como um importante fator seletivo em caracteres fortemente correlacionados com a aptidão em outros organismos, como, por exemplo, no tamanho do bico em tentilhões do gênero *Geospiza* (e.g. Grant, 1989).

### 5.1.2 Padrões Interpopulacionais

Os diferentes padrões de correlação evidenciados entre as populações dos sítios (Fig. 9; Apêndice 4) resultam provavelmente de outros fatores que não os sazonais, uma vez que as comparações foram efetuadas entre amostras da mesma estação.

A detecção de padrões anômalos nas estruturas de correlação em amostras de sítios localizados nos mesmos municípios onde outras populações apresentaram

correlações freqüentemente altas é uma indicação de que sejam fatores localizados, de natureza genética ou ambiental (e.g. solo, vegetação) que respondam pela variação detectada. Embora não conclusiva, a análise por tipos de vegetação revelou padrões similares de correlação entre índices, apontando para uma pouca relevância dos fatores ambientais investigados na determinação destes padrões.

Por sua vez, a hipótese de determinação genética da variação interpopulacional detectada não deve ser descartada *a priori*; diferenças nos componentes molares de muróideos governadas pelas leis da variação genética foram demonstradas por Hooper (1957) e Bader (1959, 1965) e variação genética em estrutura dental e desgaste entre populações já foi sugerida para *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) (Berry e Truslove, 1968). Esta variabilidade, que se expressaria na profundidade das dobras esmaltadas ou nos planos de desgaste, pode ter sido evidenciada indiretamente no presente estudo pela detecção de reduções nas correlações entre índices dos molares em algumas populações, refletindo possíveis diferenças nos planos de oclusão e não apenas na intensidade do desgaste.

Diferenças populacionais no desgaste molar haviam sido previstas anteriormente (Szabik, 1973; Pankakoski, 1983; Patton e Rogers, 1983), embora até o presente trabalho não tivessem sido demonstradas em roedores neotropicais.

## 5.2 Variação Morfométrica Intrapopulacional

### 5.2.1 Variação Etária

O exame das médias por classe de idade (Tabela 3) e a alta significância das diferenças entre classes (Tabela 2) demonstra que os indivíduos crescem durante toda a vida. As semelhanças entre correlações de índices etários entre amostras de cada sexo (Apêndice 2) sugerem que as classes de idade relativa utilizadas reflitam

frações equivalentes do contínuo de desenvolvimento ontogenético pós-desmame entre as amostras de machos e fêmeas. Sob esta premissa, é possível comparar a variação nas dimensões dos caracteres por classe de idade entre machos e fêmeas, e interpretar diferenças nas magnitudes destas dimensões no contexto das taxas de crescimento dos diferentes componentes cranianos em cada classe etária e sexo.

Não obstante a análise de variância tenha evidenciado diferenças altamente significativas entre as classes em ambos os sexos, machos e fêmeas apresentaram resultados diferentes no que concerne à discriminação entre médias de classes etárias consecutivas em alguns caracteres. A ausência de diferenciação morfométrica em nove dimensões cranianas, em parte coincidentes entre machos das classes 2-3-4 e fêmeas das classes 5-6 (Tabela 3), pode ser uma expressão de diferenças entre sexos nas taxas de crescimento ao longo do desenvolvimento. Com exceção do Comp. Basisfenóide, as medidas que não se diferenciam entre duas classes consecutivas, em ambos os sexos, são dimensões orofaciais. Enquanto uma maior similaridade entre médias destes caracteres em machos se dá em fases iniciais do desenvolvimento pós-desmame, a maior distinção entre classes consecutivas em relação às fêmeas ocorre nas últimas classes de idade, constituindo uma indicação de que o crescimento indeterminado é mais pronunciado em machos.

### 5.2.2 Variação Sexual

Evidências adicionais das diferenças no crescimento dos componentes cranianos sugeridas pela comparação *a posteriori* das médias etárias podem ser obtidas pela interpretação dos resultados da análise de dimorfismo sexual por classe de idade. O dimorfismo estimado pelo número de caracteres estatisticamente significativos (Tabela 4) é relativamente mais alto nas classes 2 e 3, reduz-se consideravelmente na classe 4, e desaparece quase por completo na classe 5; esta situação

é seguida pelo aumento do número de caracteres dimórficos na classe 6, revelando um padrão que se expressa em idades semelhantes às indistincões entre médias de idades consecutivas descritas acima. Assim, um número mais elevado de caracteres dimórficos ocorre nos mesmos intervalos ontogenéticos em que se apresentam médias etárias estatisticamente indistinguíveis em caracteres orofaciais em cada sexo.

O padrão de decréscimo de dimorfismo sexual, demonstrado pela redução do número de caracteres significativamente dimórficos da classe 2 até a classe 5 (Tabela 4), contrasta-se com os resultados obtidos em estudos com outros roedores (e. g. Daly e Patton, 1986), e com a concepção clássica de dimorfismo crescente com o desenvolvimento a partir de neonatos e juvenis sexualmente indistinguíveis. Não obstante alguns exemplares classificados nas idades 2 ou 3 já se apresentassem sexualmente maduros - condição evidenciada nas fichas do SNP pela ocorrência de embriões em algumas fêmeas destas idades - estas classes consistem inequivocamente de indivíduos mais jovens do que os das classes 4 e 5. O aumento do número de caracteres dimórficos na classe 6 indica que a tendência de decréscimo de dimorfismo não se mantém indefinidamente, e reflete uma inversão na tendência de redução das diferenças entre taxas de crescimento de machos e fêmeas na classe 6. Estes resultados estão em acordo com a indistincão entre médias etárias nos nove caracteres orofaciais em fêmeas nas idades 5 e 6, classes terminais em que diferenças resultantes do crescimento indeterminado podem-se acumular.

O dimorfismo sexual secundário em *B. lasiurus* foi analisado por Macedo e Mares (1987) para amostras combinadas de três classes definidas unicamente pelo desgaste molar, abrangendo um intervalo etário comparável, em termos gerais, ao compreendido entre as classes 2 a 6 do presente estudo. Havendo determinado diferenças altamente significativas entre aquelas classes de idade em uma

análise de variância para o efeito etário, Macedo e Mares (1987) utilizaram, para a análise de dimorfismo sexual, uma classe subjetiva, composta por valores originais dos indivíduos da classe intermediária de desgaste (considerada representante do espécimen adulto médio) e por indivíduos das classes extremas, que tiveram seus valores alterados pela adição ou subtração das diferenças em relação às médias de todos os caracteres na classe intermediária. Com base nesta classe aproximada para compensar desvios etários, Macedo e Mares (1987) evidenciaram dimorfismo sexual secundário significativo em 20 dos 24 caracteres cranianos estudados.

A classe etária utilizada como representativa do espécimen adulto médio na análise de Macedo e Mares (1987) pode ser relacionada, através do desenho publicado naquele trabalho, às classes 4 e 5 do presente estudo, idades em que o número de caracteres dimórficos se revelou notadamente baixo para a amostra de Caruaru. A diferença marcante nas magnitudes de dimorfismo sexual entre as duas análises é possivelmente uma conseqüência da homogenização etária linear efetuada para a composição das amostras utilizadas no estudo de Macedo e Mares (1987). O aumento do número de indivíduos em cada classe e a manutenção da mesma variância da classe etária intermediária representaram, dentro de cada grupo, um aumento dos graus de liberdade e uma redução no valor da soma dos quadrados, resultando em mais altos valores de  $F$  devidos à diminuição do valor do quadrado médio intragrupos ("within-groups MS"), que constitui o denominador da razão  $F$ .

O presente estudo possibilitou investigar o dimorfismo sexual secundário em dimensões cranianas em frações subseqüentes do desenvolvimento pós-nascimento, e evidenciou um maior número de diferenças estatisticamente significativas entre os sexos em classes etárias mais jovens, fases em que foram constatados maiores índices de crescimento em *B. lasiurus* (Macedo e Mares, 1987) e em outros cri-

cetídeos neotropicais (Mello, 1978 a, b; Villafañe, 1981 a, b). Os determinantes dos maiores níveis de dimorfismo sexual manifestado nestas idades em *B. lasiurus* situam-se, provavelmente, entre os fatores que contribuem para o maior tamanho do corpo no nascimento, cujo efeito venha a se refletir em fases posteriores do desenvolvimento. O único fator independente disponível a uma investigação mais detalhada no presente estudo foi a estação de nascimento dos espécimens. A tendência de maior número de caracteres dimórficos entre classes mais jovens persistiu quando foram analisadas amostras nascidas nas diferentes estações de Caruaru; uma considerável redução no número de caracteres significativos é constatada, entretanto, já a partir da classe 3 na amostra da estação chuvosa (Tabela 5), demonstrando que fatores que se expressam sazonalmente influenciam na magnitude do dimorfismo sexual secundário nas classes mais jovens em Caruaru.

### 5.2.3 Variação Sazonal

A interpretação das análises dos componentes principais das amostras de cada sexo e classe de idade reunidas por estação de nascimento (Figs. 10 e 11) permitem levantar hipóteses sobre os determinantes do padrão de decréscimo do número de caracteres significativamente dimórficos.

As amostras das gerações nascidas durante a estação chuvosa são menores, em todas as classes, do que os nascidos na estação seca em Caruaru. Como a classe mais jovem disponível para este estudo foi a classe 2, assume-se também que o padrão sazonal ter-se-ia mantido se fossem analisadas idades inferiores. A variação detectada entre os indivíduos mais jovens poderia ser uma consequência de efeitos maternos, como o número de indivíduos no útero, que já foi demonstrado variar sazonalmente em *B. lasiurus* do nordeste do Brasil. Com base em amostras reunidas entre 1966 e 1974 em Exu (Apêndice 5), Almeida *et al.* (1981)

evidenciaram que o número médio de embriões em fêmeas grávidas de *B. lasiurus* apresenta-se mais alto em março ( $\bar{X} = 6$ ), abril ( $\bar{X} = 7$ ) e maio ( $\bar{X} = 6$ ) e mais baixo entre outubro ( $\bar{X} = 4$ ) e fevereiro ( $\bar{X} = 5$ ), meses característicos, respectivamente, das estações chuvosa e seca naquela localidade; não obstante variação geográfica em tamanho de prole ter sido relatada para *B. lasiurus* (Almeida *et al.*, *op. cit.*), é razoável supor que modificações sazonais no número de embriões manifestem-se igualmente em Caruaru. Neste sentido, cabe ressaltar que em 1954 a diferença entre estações em Caruaru foi bastante pronunciada em relação à pluviosidade, como pode ser inferido da comparação com as normais de altura de chuva por mês (Fig. 2), podendo-se notar uma ausência total de chuvas em três dos meses secos em que foram efetuadas as coletas, o que aproxima esta localidade das condições representativas de Exu (Fig. 3) (Veiga, 1981).

Segundo esta interpretação, na estação chuvosa, quando nascem em média mais filhotes por ninhada, estes seriam menores em tamanho do crânio se comparados aos filhotes de ninhadas menos numerosas nascidas da estação seca. Diversos estudos têm demonstrado que o número de filhotes no útero (tamanho uterino da prole) produz significantes impactos em muitos aspectos do crescimento e reprodução em camundongos (*Mus*), incluindo peso na época do nascimento (Healy *et al.*, 1960), peso, comprimento e taxa de crescimento da cauda em adultos (Cowley *et al.*, 1989), idade de abertura vaginal e tamanho de prole na segunda gravidez (Kirkpatrick and Rutledge, 1987; Kirkpatrick *et al.*, 1988).

Recentemente, Atchley *et al.* (1991) demonstraram experimentalmente o efeito do número de embriões no útero em camundongos adultos de setenta dias de idade, desenvolvidos sob condições controladas. Um significativo impacto negativo sobre seis caracteres crânio-mandibulares e sobre doze de outras trinta e seis medidas do restante do esqueleto foi determinado. Indivíduos de ninhadas

grandes apresentaram menores dimensões naqueles caracteres, tendo sido o efeito do tamanho da prole em que nasceram mais pronunciado sobre a região crânio-mandibular. O efeito do número de embriões no útero foi apenas um dos atributos de performance uterina materna investigados naquele estudo, ao lado do genótipo da progenitora, genótipo da fêmea em cujo útero desenvolveram-se os embriões, sexo e peso do corpo. Atchley *et al.* (1991) destacaram a duração dos efeitos maternais uterinos, que foram evidenciados no experimento em indivíduos adultos.

No presente estudo, as diferenças em tamanho entre amostras sazonais de indivíduos da classe mais jovem, consideradas decorrentes do efeito do número de filhotes dentro do útero, foram também constatadas ao longo do restante do desenvolvimento de *B. lasiurus*. A tendência de maior tamanho dos representantes da estação seca mantém-se nas análises das amostras das classes 3 e 4, e mesmo possibilita a separação completa das amostras da classe 5. Este resultado se opõe à hipótese de que as diferenças em tamanho do crânio sejam devidas a flutuações em qualidade do *habitat* experimentadas durante o desenvolvimento de indivíduos nascidos em estações diferentes. Sob esta interpretação, o possível efeito do maior número de embriões no útero em *B. lasiurus* determinaria as restrições posteriores no desenvolvimento reconhecidas experimentalmente em roedores de laboratório (Atchley *et al.*, 1991), constituindo-se em um fator importante na determinação do tamanho entre adultos em condições naturais.

A interpretação das diferenças no tamanho do crânio em cada classe entre estações pode contribuir para a compreensão do padrão de dimorfismo sexual evidenciado entre classes etárias. Assim, o padrão de decréscimo do número de caracteres dimórficos entre indivíduos das classes 3, 4 e 5 é mais acentuado entre os nascidos na estação chuvosa, que permanecem comparativamente menores ao longo do desenvolvimento. Sob esta hipótese, a diminuição do dimorfismo estaria

associada a taxas de crescimento relativamente menores em ambos os sexos nas classes etárias reconhecidamente adultas.

Outros estudos com roedores já destacaram a relação diretamente proporcional entre a variabilidade em tamanho em cada sexo e a magnitude de dimorfismo sexual secundário em tamanho. Patton e Brylski (1987) reconheceram que fatores influentes sobre o tamanho de corpo, como qualidade do *habitat*, poderiam influenciar os níveis de dimorfismo sexual secundário em populações de *Thomomys bottae*. Esta correlação é ilustrada no presente estudo com as análises de variação sazonal. A redução nas taxas de crescimento nas classes 4 e 5 em ambas estações justificaria igualmente a tendência de decréscimo de dimorfismo evidenciada na análise da amostra total.

#### 5.2.4 Variação da Frequência das Classes Etárias entre Estações

A análise das frequências de cada classe etária no ano possibilita levantar hipóteses sobre os determinantes da variação em número de embriões no útero. Embora a reprodução de *B. lasiurus* estenda-se por um longo período do ano até mesmo em localidades de marcada variação sazonal em pluviosidade, um maior número de fêmeas gestantes apresenta-se concentrado em três ou quatro meses a partir do mês de maior pluviosidade. Os dados de época de reprodução expressos em Veiga (1981), aliados às observações levantadas no presente estudo, permitem estabelecer o período de maior número de fêmeas grávidas em Caruaru entre abril e junho. A predominância da reprodução nestes meses tem como consequência uma diferença nas frequências das classes etárias, quando analisadas por estação (Tabela 1). Assim, embora a classe 3 seja sempre mais freqüente, as classes 2 e 4 alternam-se como a segunda mais representativa nas estações chuvosa e seca, respectivamente. A diferença entre frequências sazonais dos indivíduos de classe

6 também é reflexo do maior número de nascimentos nos três meses subseqüentes a maio em Caruaru. Segundo esta interpretação, a classe 6 seria composta por indivíduos de aproximadamente um ano de idade, o provável limite etário em *B. lasiurus*. Fêmeas desta idade são a principal fração das grávidas durante o pico de reprodução que ocorre na estação chuvosa.

Uma correlação positiva entre tamanho do corpo da progenitora e o número de embriões no útero foi recentemente demonstrada no cricetídeo *Eligmodontia typus*, em estepes semiáridas do sudeste da Argentina (Pearson *et al.*, 1987). É provável que as diferenças em tamanho do crânio detectadas no presente estudo entre amostras sazonais de classes mais jovens devam-se à predominância de fêmeas mais velhas (e conseqüentemente maiores) na composição do conjunto que reproduz no decorrer da estação chuvosa.

Os indivíduos das classes 4 e 5 na amostra da estação seca teriam nascido durante as épocas de maior atividade reprodutiva em meados da estação chuvosa, ao passo que os representantes destas classes na amostra da estação chuvosa teriam surgido durante a estação seca. Estes últimos teriam sido gerados em proles menos numerosas, sendo proporcionalmente maiores que os de idades comparáveis na amostra coletada na estação seca. Ainda sob a hipótese de correlação entre o tamanho do corpo e número de embriões na prole, também a reprodução destes maiores indivíduos que atingem as classes 4 e 5 durante a estação chuvosa contribuiria para uma substancial redução do tamanho médio do crânio na geração seguinte, determinada em sua maior parte por indivíduos da classe 6 nascidos na estação chuvosa anterior, que se apresentam em maior proporção no início do período de maior atividade reprodutiva.

### 5.3 Padrões Interpopulacionais de Variação Craniométrica e Interpretação das Diferenças Microgeográficas

A variação geográfica em dimensões cranianas ao longo da vasta área de ocorrência de *Bolomys lasiurus* havia sido investigada em um estudo anterior (Macedo e Mares, 1987), onde foi constatada uma notável indistinção morfométrica entre as amostras do leste e centro-sul da América do Sul. As populações amostradas naquele estudo distribuem-se a partir da diagonal de formações abertas que se inicia no nordeste brasileiro e que prolonga-se até o Paraguai e norte da Argentina, através do Brasil central e do interior dos estados do sudeste-sul do Brasil. Os resultados de Macedo e Mares (1987) sugerem que a morfologia craniana de *B. lasiurus* seja invariante a eventuais agentes seletivos ambientais entre estas localidades e que exista um forte componente genético na determinação da restrita variabilidade craniana entre estas populações.

No presente estudo, a diferenciação craniana entre populações de *B. lasiurus* do nordeste do Brasil foi investigada sobre amostras capturadas em áreas restritas (sítios), durante períodos limitados e comparáveis entre localidades no ano, no sentido de recuperar padrões normais de variabilidade fenotípica mantidos em populações panmíticas (Voss *et al.*, 1990) e de evitar a diluição da restrita variabilidade craniana (Macedo e Mares, 1987), por recorrência de eventuais padrões atípicos em amostras agrupadas. Estes critérios possibilitaram investigar a variabilidade craniana microgeográfica (*sensu* Thorpe, 1987) em *Bolomys lasiurus*.

O maior refinamento amostral possibilitou a detecção de unidades morfologicamente distintas na amplitude geográfica estudada. As amostras populacionais de *B. lasiurus* diferiram significativamente nas médias de cada caráter (Tabela 8), e os pares de populações com maiores distâncias de Mahalanobis exibiram projeções

multivariadas não superpostas (Tabela 9). A variabilidade detectada não está estruturada, entretanto, segundo um padrão geográfico descontínuo ou mesmo clinal, uma vez que os sítios que apresentaram maiores diferenças estão localizados em municípios onde também se verificaram populações morfologicamente indistintas do padrão geral predominante entre as localidades. A distribuição aleatória e localizada desta variação permite sugerir que as populações em questão apresentem-se sob uma estrutura dêmica, que possibilite que diferenças morfométricas se desenvolvam sobre distâncias muito curtas. Diferenças morfológicas entre demes já haviam sido detectadas entre camundongos silvestres (*Mus musculus*) (Anderson, 1970; Weber, 1950) e confirmadas por estudos moleculares (Selander, 1970). Indicativos de um padrão dêmico de variação em *B. lasiurus* também já foram levantados com dados citogenéticos, pela detecção de variação no número cromossômico, decorrente de fusão cêntrica, em uma população isolada de Serra dos Cavalos, Caruaru, Pernambuco (Maia e Langguth, 1981).

A determinação da origem da variação morfológica entre linhagens é um passo fundamental na compreensão do processo de evolução fenotípica. Nesse sentido, tem sido enfatizada a relevância de alterações ontogenéticas como determinantes destas diferenças entre formas adultas (Gould, 1977; Cheverud *et al.*, 1983). Três causas fundamentais são reconhecidas para as diferenças detectadas entre populações: alterações nas taxas médias de crescimento entre caracteres, que resultam em divergências nos ângulos entre autovetores extraídos de séries ontogenéticas das populações; diferenças na duração das fases de crescimento, resumidas pela variação no comprimento dos mesmos autovetores, e por último, pela pré-formação de partes em relação ao intervalo ontogenético medido, originando transposições dos vetores ontogenéticos comparados (Creighton e Strauss, 1986; Voss *et al.*, 1990).

Uma análise comparativa das ontogenias de roedores cricetídeos norte-americanos foi desenvolvida por Creighton e Strauss (1986), com base em medidas corporais externas padronizadas de pequenos mamíferos. Estes autores notaram que alterações simples nas taxas e expressão temporal de crescimento relativo poderiam responder por diferenças morfométricas entre espécies e gêneros viventes.

Análises infraespecíficas comparando autovetores extraídos de amostras de intervalos ontogenéticos semelhantes sumarizam as alometrias entre populações durante o crescimento, e objetivam detectar reorganizações nos padrões de covariância, sobre as quais a ação da seleção natural possibilite o estabelecimento de novidades evolutivas.

A estrutura de variância e covariância craniométrica em populações de uma espécie de cricetídeo neotropical foi recentemente investigada (Voss *et al.*, 1990), em um estudo de quinze amostras representativas da amplitude geográfica de *Zygodontomys brevicauda*, no norte da América do Sul e América Central. Estes autores demonstraram que diferenças significativas entre médias populacionais não se expressam nas alometrias causadas pelo crescimento pós-natal, as quais se conservam entre populações.

No presente estudo foi possível investigar a estrutura de covariação craniana em um intervalo da ontogenia pós-desmame entre populações de *B. lasiurus*. Um padrão comum de altas correlações foi detectado nas comparações par a par entre autovetores do primeiro componente principal de cada amostra (Tabela 12). As alterações em tamanho e forma sumarizadas por este vetor constituem uma fração grande e comparável da variabilidade craniana dentro das amostras, indicando que as diferenças detectadas na análise de variáveis canônicas em indivíduos de classe 4 não se refletem nos padrões de covariância craniana das populações durante o intervalo ontogenético amostrado. Da mesma forma, as diferenças em tamanho no

nascimento, extrapoladas a partir das diferenças entre médias sazonais detectadas a partir da classe 2 das amostras de Caruaru, também não se refletem na estrutura de covariância craniométrica daquelas populações. À semelhança dos resultados obtidos por Voss *et al.* (1990) com *Zygodontomys*, o presente estudo aponta para um processo embriológico latente comum na determinação das trajetórias ontogenéticas das populações estudadas.

As correlações entre autovetores do primeiro componente principal não foram entretanto tão altas quanto as observadas entre populações de *Zygodontomys*, que apresentaram uma correlação média de 0,989 (ângulo médio de divergência 8,2°) (Voss *et al.*, 1990). Diversos fatores espúrios podem responder pela correlação relativamente menor entre estruturas de covariância craniana evidenciada entre as populações de *Bolomys lasiurus*: caracteres que não foram utilizados na presente análise porque não haviam revelado médias distintas entre classes etárias (Tabela 3), como Comp. da Série Molar e Larg. Interorbital, foram os que apresentaram coeficientes consistentemente baixos na análise de *Zygodontomys*, e contribuíram para delinear com melhor definição as mudanças conspícuas nas proporções ósseas que caracterizam o desenvolvimento posnatal nestes roedores. Um efeito similar também pode ter resultado do maior intervalo etário considerado na análise de *Zygodontomys*.

Por outro lado, o exame dos coeficientes divergentes no primeiro componente (Tabela 11), que expressam padrões de crescimento relativo e diferenças proporcionais (Shea, 1985), demonstra que algumas variáveis na análise de *B. lasiurus*, sobretudo a Alt. Post. do Crânio e o Comp. Basisfenóide, refletem alometrias diferentes entre grupos de populações. Dimensões desta parte do crânio não foram utilizadas na análise de *Zygodontomys*. Enquanto é possível que a variação expressa por estes coeficientes seja resultante do maior erro associado às menores

dimensões destes caracteres (Tabela 7), é interessante notar que o Comp. Basisfenóide apresentou o maior percentual de variância interpopulacional entre os 15 caracteres na análise de amostras da classe 4 unicamente (Tabela 8). O contraste entre este percentual e o da Alt. Post. do Crânio constitui uma indicação da diferença na relevância destes caracteres na determinação da restrita variação alométrica entre populações de *B. lasiurus*.

A natureza da diferenciação craniana entre populações pode ser melhor visualizada por projeções dos pares que apresentaram maiores distâncias de Mahalanobis ( $D^2$ ) no plano definido pelos dois primeiros componentes principais das populações combinadas (Voss *et al.*, 1990).

A projeção dos indivíduos dos sítio Santo Antonio e Catolé no espaço definido pelo primeiro e segundo componentes principais destas amostras reunidas (Fig. 12) evidencia uma quase completa separação das duas populações em relação ao segundo componente. Os componentes principais desta amostra combinada situam-se muito próximos ao plano definido pelos componentes principais das amostras isoladas de cada uma das populações. O primeiro autovetor da amostra de Pesca diverge em ângulos de 3,6° e 93,4° em relação primeiro e segundo autovetores da amostra combinada, ao passo que a amostra de Feira desvia-se em 8,5° e 87,9°, respectivamente. O eixo de tamanho generalizado na análise da amostra reunida das populações de Pesca e Feira corresponde, em direção, ao primeiro autovetor de cada amostra, indicando que a diferenciação entre as populações em questão é invariante a efeitos do crescimento, supostos de se pronunciarem em relação ao eixo de tamanho generalizado.

O autovalor do segundo componente principal desta amostra combinada, embora também significativamente distinto do primeiro ( $\chi^2$  de Anderson = 28,31;  $P < 0,001$ ), responde por uma parcela ainda considerável (16%) da variância

Pessôa *et al.* (1992) para avaliar as forças evolutivas que podem ter agido na diferenciação morfológica entre subespécies do equimídeo *Proechimys iheringi*. De forma similar ao resultado de Lofsvold (1988) com subespécies de *Peromyscus maniculatus*, os testes de proporcionalidade entre matrizes refutaram a hipótese de que as diferenças taxonomicamente reconhecidas em *P. iheringi* houvessem sido determinadas por deriva gênica.

A alta proporcionalidade observada entre as matrizes residual e total no presente estudo (Tabela 13) indica um processo estocástico na diferenciação entre populações locais de *B. lasiurus*. Na premissa de que a matriz fenotípica residual (intrapopulacional) reproduza a matriz genética aditiva, esta é, provavelmente, a única explicação plausível para tal proporcionalidade (Lofsvold, 1988).

A partir destes resultados, pode-se esboçar uma relação entre o caracterização taxonômica da diferenciação ao nível subespecífico e a atribuição da seleção natural como determinante da variabilidade reconhecida. Os critérios para o reconhecimento de subespécies em mamíferos têm variado muito desde as descrições originais, sob a influência das diferentes escolas evolutivas; entretanto, um princípio básico no reconhecimento de subespécies é a presença de caracteres marcadores ao nível de espécie compartilhados entre as populações qualitativamente diferenciadas, como é o caso nas subespécies de *Peromyscus maniculatus* e *Proechimys iheringi* já estudadas. Neste sentido, as diferenças evidenciadas em *B. lasiurus* no presente estudo sugerem que as populações locais representam unidades ainda mais incipientes de evolução orgânica. A relevância da deriva gênica neste processo pode ser melhor visualizada com base no modelo de zonas adaptativas para fenótipos, desenvolvido por Simpson (1953) em analogia à topografia adaptativa para genótipos de Wright (1931).

Na base deste modelo está a idéia de que populações com valores mais altos de

aptidão média ( $\bar{W}$ ) situam-se nas elevações (zonas adaptativas) de uma hipotética paisagem fenotípica. O fenótipo médio de uma população é representado por um ponto nesta paisagem, cujas coordenadas são os valores dos caracteres fenotípicos (Lande, 1976). A seleção natural atua no sentido de aumentar constantemente o valor de  $\bar{W}$  na população, modificando o fenótipo médio em direção a uma zona adaptativa mais próxima. A ação isolada da seleção natural não permite, entretanto, deslocar uma população de uma elevação para outra maior, uma vez que esta mudança acarretaria necessariamente no movimento de descida do pico adaptativo (a diminuição da aptidão) durante o processo. Para que tal deslocamento seja possível por seleção unicamente, é necessário considerar que a aptidão varie em função do meio, e que exista uma relação coincidente entre zonas adaptativas em ambientes diferentes.

Sob a condição de que a relação fenótipo - aptidão seja constante, apenas por deriva aleatória a população poderia cruzar os limites entre zonas adaptativas. Somente então a seleção natural poderia conduzir a população a um outro pico adaptativo, possivelmente maior. Este desenvolvimento teórico (Wright, 1982) descreve a evolução de complexos gênicos adaptativos em grandes populações que se apresentem subdivididas em demes pequenas e semi-isoladas.

Enquanto é possível que alterações na morfologia de populações locais devidas causadas pela deriva sejam freqüentes em *B. lasiurus*, os resultados expressos demonstram que estas modificações não se originam em fases do crescimento pós-desmame, que permanecem controladas por um fator latente comum. A integração entre caracteres documentada neste intervalo pode influenciar na limitação da fase do desenvolvimento em que a seleção poderia agir (Zelditch, 1988), impondo restrições potenciais intrínsecas à evolução morfológica. Esta variabilidade poderia ser interpretada como diferentes níveis de aptidão em torno de uma mesmo pico

adaptativo, para o qual as populações tendem a voltar pela ação da seleção.

A análise da estrutura de covariância entre populações de taxa mais especiosos dentre os Sigmodontinae (e.g. *Akodon*) poderia proporcionar subsídios à avaliação desta interpretação sobre a estabilidade craniana documentada dentro de linhagens destes roedores na América do Sul.

Apesar de que comparações mais conclusivas em relação aos processos de desenvolvimento ainda tenham que aguardar análises dos padrões de covariância em frações mais abrangentes da ontogenia de um número maior de representantes dos Sigmodontinae, o contraste dos padrões evidenciados em *Bolomys* e *Zygodontomys* (Voss *et al.*, 1990) em relação à notável determinação ontogenética pós-nascimento detectada entre gêneros norte-americanos (Neotominae) (Creighton e Strauss, 1986) sugere alterações no desenvolvimento que podem estar na base da divergência entre estas linhagens de cricetídeos.

## 6. CONCLUSÕES

1. As comparações das magnitudes de correlação entre os níveis de desgaste dos molares, níveis de exposição das raízes dos molares e grau de ossificação da sutura basisfenóide-basioccipital dentro da população de Caruaru evidenciaram relevantes diferenças entre estações nas amostras separadas por sexo, sítio e vegetação no local de captura. Estas diferenças foram interpretadas como decorrentes de processos mais lentos de ossificação da sutura e aparecimento das raízes dos molares em relação ao desgaste molar durante a estação seca. Dos cinco padrões de correlação identificados entre outras 30 populações analisadas, aqueles que envolvem reduções nas magnitudes das correlações entre molares foram interpretados como mais prováveis de apresentarem uma base genética.
2. As diferenças nas freqüências das classes etárias ao longo do ano, decorrentes do maior número de nascimentos na estação chuvosa, refletem-se em uma variação sazonal no tamanho do corpo do conjunto de fêmeas grávidas, que se mostrou associada à variação sazonal no número de embriões no útero, já documentada para *B. lasiurus*. Estas diferenças foram relacionadas à variação no tamanho do crânio de recém-nascidos entre estações, considerada provável determinante das alterações sazonais nas magnitudes do dimorfismo sexual nas classes de idade inferiores analisadas. Uma tendência de redução das diferenças entre taxas de crescimento de machos e fêmeas até a classe 5 foi inferida pelo decréscimo consecutivo do número de caracteres significativamente dimórficos. A inversão desta tendência na classe 6, coincidente com a indistinção em médias de nove caracteres entre as classes de idade 5 e 6 em fêmeas, sugeriu diferenças entre os sexos no crescimento indeterminado.

3. Uma fração média de 12.7% da variabilidade craniana total entre amostras de idade 4 da estação chuvosa foi identificada como devida ao efeito geográfico entre dez populações. O caráter localizado e descontínuo da diferenciação entre médias geográficas foi interpretado como indicativo de uma estruturação populacional dêmica em *Bolomys lasiurus*. A diferenciação populacional, investigada em detalhe por uma análise dos componentes principais da amostra reunida das duas populações que apresentaram maiores distâncias de Mahalanobis mostrou-se invariante a efeitos do crescimento no intervalo ontogenético compreendido entre as classes de idade 3 e 5.
4. Evidências de que a variação detectada entre as populações é devida a alterações ontogenéticas em etapas de preformação foram obtidas pelas altas correlações entre autovetores do primeiro componente principal de cada amostra, em especial entre as amostras sazonais, que apresentaram diferenças no tamanho do crânio associadas a variação sazonal do número de fetos no útero e entre o par de populações que apresentou a maior distância de Mahalanobis, confirmando a existência de uma estrutura latente comum entre as trajetórias ontogenéticas das populações no intervalo etário estudado.
5. A hipótese nula de deriva gênica aleatória não foi refutada, indicando que a variabilidade detectada entre as amostras se deve às frequências diferenciadas de variantes fenotípicas que estão presentes em todas as populações. Este resultado foi considerado representativo da variabilidade entre linhagens naturais de *B. lasiurus*, aparentemente restrita pela alta correlação entre caracteres nas fases do desenvolvimento mais sujeitas a ação de seleção.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMCZWSKA-ANDRZEJEWSKA, K. A. 1966. Variations in the hardness of the teeth of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. *Acta Theriologica*, 11:55-69.
- ALMEIDA, C. R., A. M. ALMEIDA E D. P. BRASIL 1981. Observations sur le comportement de foussement de *Zygodontomys lasiurus pixuna* Moojen, 1943. Reproduction au laboratoire (Rongeurs, Cricétidés). *Mammalia*, 45:415-421.
- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 6:1-1028.
- ANDERSON, P. K. 1970. Ecological structure and gene flow in small mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 26:299-325.
- APFELBAUM, L. I. E O. A. REIG 1989. Allozyme genetic distances and evolutionary relationships in species of Akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 38:257-280.
- ATCHLEY, W. R., T. LOGSDON, D. E. COWLEY E E. J. EISEN 1991. Uterine effects, epigenetics, and postnatal skeletal development in the mouse. *Evolution*, 45:891-909.
- BADER, R. S. 1959. Dental patterns in *Peromyscus* of Florida. *J. Mammal.* 40:600-602.
- BADER, R. S. 1965. Heritability of dental characters in the house mouse. *Evolution* 19:378-384.
- BALTAZARD, M. 1968. Situação atual do trabalho de pesquisa sobre a peste no Brasil. *Rev. Bras. Malariologia e Doenças Tropicais*, 20:367-389.
- BERRY, R. J. E G. M. TRUSLOVE 1968. Age and eye lens weight in the house mouse. *J. Zoology, (Lond.)*, 155:247-252.
- BREAKEY, D. R. 1963. The breeding season and age structure of feral house mouse populations near San Francisco Bay, California. *J. Mammal.*, 44:153-168.
- BOOKSTEIN F., B. CHERNOFF, R. ELDER, J. HUMPHIES, G. SMITH E R. STRAUSS 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology* Special Publication 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- CARLETON, M. D. E G. G. MUSSER 1989. Systematic studies of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): A synopsis of *Microryzomys* *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 191:1-83.
- 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.

- CHEVERUD, J. M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42:958-968.
- CHEVERUD, J. M. 1989. A comparative analysis of morphological variation patterns in the papionins. *Evolution*, 43:1737-1747.
- CHEVERUD, J. M., J. J. RUTLEDGE E W. R. ATCHLEY 1983. Quantitative genetics of development: Genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 37:895-905.
- COWLEY, D. E., D. POMP, W. R. ATCHLEY, E. J. EISEN E D. HAWKINS-BROWN 1989. The impact of maternal uterine genotype on postnatal growth and adult body size in mice. *Genetics*, 122:193-203.
- CREIGHTON, G. K. E R. E. STRAUSS 1986. Comparative patterns of growth and development in cricetine rodents and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 40:94-106.
- DALY, J. C. E J. L. PATTON 1986. Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. *J. Mamm.*, 67:256-265.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species*. Murray, London.
- DE BEER, G. 1958. *Embryos and Ancestors*. 3<sup>rd</sup>. Ed., Oxford University Press, Oxford.
- DE LA BARRERA, J. M. 1960. Relatório sobre a peste no Brasil. OPAS/OMS.
- DNOS, 1972. Observações Pluviométricas no Nordeste do Brasil. Ministério do Interior. DNOCS
- FALCONER, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. 3<sup>rd</sup>. Ed. Longman, London.
- FEITO R. J., L. A. GONZÁLEZ E R. MONDION 1981. Determination of age and age classes of *Akodon olivaceus* in Southern Chile. *Stud. Neot. Fauna and Environm.*, 16:201-207.
- GOULD, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- GOULD, S. J. E R. F. JONHSTON 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3:457-498.
- GRANT, B. R. E P. R. GRANT 1989. *Evolutionary Dynamics of a Natural Population*. Chicago Univ. Press, Chicago.
- HARTL, D. L. E A. G. CLARKE 1989. *Principles of Population Genetics*. 2<sup>nd</sup>. Ed. Sinauer Associates, Sunderland.

- HEALY, M. J. R., A. MCLAREN E D. MICHIE 1960. Foetal growth in the mouse. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 153:367-379.
- HERSHKOVITZ, P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the phyllotine group. *Fieldiana: Zoology*, 46:1-524.
- HERSHKOVITZ, P. 1966. Mice, land bridges and Latin America faunal interchange. Pp. 725-747, in **Parasites of Panamá**. Wenzel, R. L. and Tipton, V. J. (Eds.), Field Museum Natural History, Chicago.
- 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 (Ed.), State University of New York Press, Albany.
- HOOPER, E. T. 1957. Dental patterns in mice of the genus *Peromyscus*. *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 99:1-59.
- JUNGE, R. E D. E. HOFFMEISTER 1980. Age determination in racoons from cranial suture obliteration. *J. Wildl. Manage.* 44(3):725-729.
- JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19:497-499.
- KARIMI, Y., C. R. ALMEIDA E F. PETTER 1976. Note sur les rongeurs du Nord-Est du Brésil. *Mammalia*, 40:257-266.
- KIRKPATRICK M. E J. J. RUTLEDGE 1987. The influence of prenatal and posnatal fraternity size on reproduction in mice. *Biol. Reprod.* 36:907-914.
- KIRKPATRICK, B. W., J. ARIAS E J. J. RUTLEDGE 1988. Effects of prenatal and postnatal fraternity size on long-term reproduction in mice. *J. Anim. Sci.* 66:62-69.
- LANDE, R. 1976. Natural selection and randon genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, 30:314-334.
- LANDE, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution applied to brain:body size allometry. *Evolution*, 33:402-416.
- LANDE, R. 1985. Genetic and evolutionary aspects of allometry. Pp 21-32, in **Size and Scaling in Primate Biology** (W. L. Jungers, ed.) Plenum Publishing Corporation.
- LANDE, R. 1988. Quantitative genetics and evolutionary theory. in **Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics** (B. S. Weir, J. Eisen, M. M. Goodman e G. Namkoong, eds.). Sinauer, Sunderland.
- LANDE, R. E S. J. ARNOLD 1983. The measurement of selection in correlated characters. *Evolution*, 37:1210-1226.

- LOFSVOLD, D. 1986. Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus* I. Tests of homogeneity of genetic covariance structure among species and subspecies. *Evolution*, 40: 559-573.
- LOFSVOLD, D. 1988. Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus* II. Analysis of selection and drift. *Evolution*, 42:54-67.
- MACEDO, R. H. E M. A. MARES 1987. Geographic variation in the South American cricetine rodent *Bolomys lasiurus*. *J. Mamm.*, 68:578-594.
- MAIA, V. E A. LANGGUTH 1981. New karyotypes of Brazilian akodont rodents, with notes on taxonomy. *Z. Säugetierk.*, 46:241-249.
- MAINLY, B. F. J. 1985. **The Statistics of Natural Selection**. Chapman e Hall, London.
- MASSOIA, E. 1985. El estado sistemático de algunos muroideos estudiados por Ameghino en 1889, con la revalidación del género *Necromys* (Mammalia, Rodentia, Miomorpha). *Circular Informativa Asociación Paleontológica Argentina*, 14:4.
- MELLO, D. 1978a. Biology of *Calomys callosus* (Rengger, 1830) under laboratory conditions (Rodentia: Cricetinae). *Rev. Brasil. Biol.*, 38:807-811.
- MELLO, D. 1978b. Some aspects of the biology of *Oryzomys eliurus* (Wagner, 1845) under laboratory conditions (Rodentia: Cricetidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 38:293-295.
- MORRISON, D. F., 1976. **Multivariate Statistical Methods**. 2<sup>nd</sup>. Ed. McGraw-Hill, New York.
- MOOJEN, J. 1943. Alguns mamíferos colecionados no nordeste do Brasil com a descrição de duas espécies novas e notas de campo. *Bol. Mus. Nac. (n.s.)*, 1:1-14.
- NIMER E. 1989. **Climatologia do Brasil**. 2<sup>a</sup> ed. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- PANKAKOSKI, E. 1980. An improved method for age determination in the muskrat, *Ondatra zibethica* (L.). *Ann. Zool. Fennici*, 17:113-121.
- PANKAKOSKI, E. 1983. Morphological variation and population structure of Finnish muskrats, *Ondatra zibethica* (L.). *Ann. Zool. Fennici*, 20:207-222.
- PATTON, J. L. E P. V. BRYSLKI 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *Amer. Nat.*, 130:493-506.
- PATTON, J. L. E M. A. ROGERS 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rats genus *Proechimys*. *Z. Säugetierk.*, 48:363-370.

- PATTERSON, B. E. R. PASCUAL 1972. The fossil mammal fauna of South America. Pp. 247-309 in **Evolution, Mammals and Southern Continents**. (A. Keast, F. C. Erk e B. Glass, eds.). State Univ. New York Press, Albany, New York.
- PEARSON, K. 1903. Mathematical contributions to the theory of evolution. IV. On the influence of natural selection on the variability and correlation of organs. *Phil. Trans. Roy. Soc. London A* 200:1-66.
- PEARSON, O. 1967. La estructura por edades y la dinámica reproductiva en una población de ratones de campo, *Akodon azarae*. *Physis*, 27:53-58.
- PEARSON O., S. MARTIN E J. BELLATI 1987. Demography and reproduction of the silky desert mouse *Eligmodontia* in Argentina. *Fieldiana: Zoology*, n.s., 39:433-446.
- PESSÔA, L. M., S. F. DOS REIS E B. BORDIN 1992. Cranial phenotypic evolution in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). *Zoologica Scripta*, 21: (no prelo).
- PUCEK, Z. E V. P. W. LOWE 1975. Age criteria in small mammals. in **Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics**. F. B. Golley, K. Petruszewicz e L. Ryszkowski (eds.). Cambridge University Press.
- PIMENTEL, R. A. 1979. **Morphometrics - The Multivariate Analysis of Biological Data**. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- PRICE, T. D., P. R. GRANT E P. T. BOAG 1984. Genetic changes in the morphological differentiation of Darwin's ground finches. in **Population Biology and Evolution** (K. Woehrmann e V. Loeschcke, eds.). Springer Verlag, Berlin.
- REIG, O. A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teth of the Cricetidae (Rodentia). *J. Zool. (London)*, 181:227-241.
- REIG, O. A. 1978. Roedores cricétidos del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires. *Publ. Mus. Mun. Cienc. Nat. Mar del Plata*, 2:164-190.
- REIG, O. A. 1980. A new fossil genus of South American cricetid rodent allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *J. Zool. (London)*, 192:257-281.
- REIG, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muróideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Rev. Bras. Genet.*, 7:333-365.

- REIG, O. A. 1987. An assesment of the systematics and evolution of the Akodontini, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Fieldiana: Zoology, n.s.* 39:347-399.
- REIG, O. A. 1989. in **Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations** (Antonio Fontdevilla, Ed.), Springer-Verlag, Berlin.
- REYMENT, R. A., R. E. BLACKITH E N. A. CAMPBELL 1984. **Multivariate Morphometrics**, 2<sup>nd</sup> Ed. Academic Press, London.
- RISKA, B, 1985. Group size factors and geographic variation of morphometric correlation. *Evolution*, 39:792-803.
- SAS INSTITUTE INC. 1988. **SAS/STAT User's Guide**, Release 6.03. SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- SELANDER, R. K. 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Amer. Zool.*,10:53-66.
- SHEA, B. T. 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool. (Lond.)*, 206:367-390.
- SIMPSON, G. G. 1950. History of the fauna of Latin America. *Am. Scient.* 38:261-389.
- SIMPSON, G. G. 1953. **The Major Features of Evolution**. Columbia University Press, New York.
- SOKAL, R. R. E F. J. ROHLF 1981. **Biometry**. 2<sup>nd</sup> ed. W. H. Freeman and Company, New York.
- STREILEN, K. 1982. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian caatinga. IV. Habitat selection. *Ann. Carn. Mus.* 51:331-343.
- STRAUSS, R. E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Syst. Zool.*, 34:381-397.
- SZABIK, E. 1973. Age estimation of roe-deer from different hunting grounds of south-eastern Poland. *Acta Theriol.*,18:223-236.
- THOMAS, O. 1916. The grouping of the South-American muridae commonly referred to *Akodon*. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8*, 18:336-340.
- THORPE, R. 1983. A review of numerical methods for recognizing and analysing racial differentiation. in **Numerical Taxonomy**. NATO Advanced Study Institute Series G (Ecological Sciences), No.1. J. Felsenstein (ed.) Berlin: Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- THORPE, R. 1987. Geographic variation: A synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Boll. Zool.*, 54:3-11.
- WAGNER, G. P. 1989. A comparative study of morphological integration in *Apis mellifera*. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 28:48-61.
- WEBER, W. 1950. Genetical studies of the skeleton of the mouse. III. Skeletal variations in wild populations. *J. Genet.*, 50:174-178.
- WRIGHT, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- WRIGHT, S. 1968. **Evolution and the Genetics of Populations Vol 1 Genetic and Biometric Foundations**. University of Chicago Press, Chicago.
- WRIGHT, S. 1982. Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution*, 36:427-443.
- VEIGA, T., 1981. Epidémiologie de la peste au Nord-Est du Brésil; facteurs phytogéographiques et climatiques responsables de la dynamique de population des rongeurs. *Mammalia*, 45:289-298.
- VILLAFANE, G. 1981a. Reproducción y crecimiento de *Calomys musculinus murillus* (Thomas, 1916). *Hist. Nat.*, 1:237-256.
- VILLAFANE, G. 1981b. Reproducción y crecimiento de *Akodon azarae azarae*. (Fisher, 1829). *Hist. Nat.*, 1:193-204.
- VOSS, R. S., L. F. MARCUS E P. P. ESCALANTE 1990. Morphological evolution in muroid rodents I. Conservative patterns of craniometric covariance and their ontogenetic basis in the neotropical genus *Zygodontomys*. *Evolution*, 44:1568-1587.
- VOSS, R. S. 1991. An introduction to Neotropical muroid rodents of the genus *Zygodontomys*. *Bull. Am. Mus. Natur. Hist.*, 188:259-493.
- ZELDITCH, M. L. 1988. Ontogenetic variation in patterns of phenotypic integration in the laboratory rat. *Evolution*, 42:28-41.
- ZELDITCH, M. L. E C. CARMICHAEL 1989. Growth and intensity of integration through postnatal growth in the skull of *Sigmodon fulviventer*. *J. Mamm.*, 70:477-484.

## APÊNDICE 1

Condições de desgaste dos molares e índices de ossificação da sutura  
basisfenóide-basioccipital sob as classes de idade relativa correspondentes.

Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
M <sup>1</sup> M <sup>2</sup> M <sup>3</sup> S					
1 1 1 1	1 2 1 3	2 2 2 4	3 3 3 4	4 4 4 4	6 7 4 5
1 2 2 1	2 1 1 2	2 2 3 4	3 3 3 5	5 4 4 4	6 7 5 5
2 1 1 1	2 1 2 3	2 3 2 3	3 3 4 3	3 4 3 5	6 7 5 6
2 1 2 1	2 2 1 3	2 3 2 4	3 4 2 3	3 4 4 5	6 8 5 6
2 2 1 1	2 2 2 2	2 3 3 3	3 4 3 3	3 4 3 6	7 6 5 5
2 2 2 1	2 2 2 3	2 3 3 4	3 4 3 4	4 4 3 5	7 7 4 5
	2 2 3 2	3 3 2 3	3 4 4 3	4 4 3 6	7 7 4 6
	2 2 3 3	3 3 2 4	3 4 4 4	4 4 4 5	7 7 5 5
	2 3 2 2	3 3 3 2	3 5 3 3	4 4 4 6	7 7 5 6
	2 3 3 2	3 3 3 3	3 5 3 4	4 5 4 4	7 8 5 5
	3 2 2 2	3 3 4 2	3 5 4 4	4 5 4 5	7 8 5 6
	3 2 2 3	3 4 2 2	4 3 2 3	4 5 4 6	8 8 5 5
	3 3 2 2	3 4 3 2	4 3 3 3	4 5 5 4	8 8 5 6
		3 4 4 2	4 3 3 4	4 6 4 4	
		3 5 3 2	4 4 3 3	4 6 4 5	
		3 6 3 2	4 4 3 4	4 6 5 5	
		4 3 1 2	4 4 4 3	5 5 4 4	
		4 3 2 2	4 5 3 4	5 5 4 5	
		4 3 3 2	4 5 4 3	5 5 5 6	
		4 4 3 2	5 4 3 4	5 6 4 4	
		4 4 4 2	5 5 3 3	5 6 4 5	
		4 5 3 2	5 5 3 4	5 6 5 4	
		4 5 4 2	5 5 4 3	5 6 5 6	
		4 6 4 2	5 6 4 3	6 5 4 4	
		5 5 4 2	6 5 4 3	6 6 3 5	
		5 6 4 2	6 6 4 3	6 6 4 4	
		6 5 4 2	6 6 5 3	6 6 4 5	
		6 7 4 2	6 7 5 3	6 6 4 6	
			7 7 4 3	6 6 5 4	
			7 7 5 3	6 6 5 5	
			7 8 5 3	6 6 5 6	
				6 7 4 4	
				6 7 5 4	
				7 6 5 4	
				7 7 4 4	
				7 7 5 4	
				7 8 4 4	
				7 8 5 4	
				8 7 5 4	
				8 8 5 4	

Magnitudes de correlação entre índices etários craniontais em *Bolomys lasiurus* - sítios T. Vermelha (1) e S. da Quitéria (2), (Pernambuco) por sexo (machos - m; fêmeas - f) e estação (chuvosa - 1; seca - 2)

	Sit 1, Est 1, Sex m n = 54			Sit 2, Est 1, Sex m n = 14			Sex m, Est 1, Sítios 1 + 2 n = 68		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,77			0,90			0,80		
MOLAR3	0,72	0,77		0,87	0,77		0,75	0,76	
RAIZES	0,47	0,56	0,56	0,94	0,80	0,89	0,61	0,63	0,65
SUTURA	0,58	0,53	0,56	0,93	0,80	0,79	0,67	0,60	0,61
			0,54			0,84			0,61

	Sit 1, Est 2, Sex m n = 48			Sit 2, Est 2, Sex m n = 60			Sex m, Est 2, Sítios 1 + 2 n = 108		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,59			0,55			0,57		
MOLAR3	0,65	0,51		0,44	0,53		0,55	0,53	
RAIZES	0,36	0,36	0,28	0,28	0,32	0,38	0,32	0,35	0,34
SUTURA	0,45	0,30	0,52	0,31	0,34	0,40	0,38	0,33	0,46
			0,32			0,23			0,28

	Sit 1, Est 1, Sex f n = 58			Sit 2, Est 1, Sex f n = 12			Sex f, Est 1, Sítios 1 + 2 n = 70		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,79			0,96			0,85		
MOLAR3	0,83	0,82		0,90	0,93		0,87	0,86	
RAIZES	0,59	0,60	0,69	0,82	0,85	0,94	0,66	0,67	0,74
SUTURA	0,54	0,59	0,61	0,90	0,86	0,82	0,65	0,67	0,69
			0,47			0,77			0,61

	Sit 1, Est 2, Sex f n = 52			Sit 2, Est 2, Sex f n = 55			Sex f, Est 2, Sítios 1 + 2 n = 107		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,65			0,71			0,68		
MOLAR3	0,64	0,56		0,66	0,69		0,66	0,63	
RAIZES	0,43	0,37	0,34	0,35	0,34	0,36	0,38	0,35	0,35
SUTURA	0,31	0,43	0,40	0,44	0,33	0,44	0,37	0,38	0,42
			0,10			0,25			0,17

Magnitudes de correlação entre índices etários craniodentais em *Bolomys lasiurus* - sítios T. Vermelha (1) e S. da Quitéria (2), (Pernambuco) por vegetação e estação (chuvosa - 1; seca - 2)

	Sit 1, Est 1, Veg Capinzal n = 51			Sit 1, Est 1, Veg Capoeira n = 58			Sit 1, Est 1, Veg reunidas n = 109		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,81			0,75			0,77		
MOLAR3	0,75	0,85		0,79	0,74		0,77	0,79	
RAIZES	0,49	0,54	0,60	0,59	0,72	0,70	0,53	0,59	0,64
SUTURA	0,53	0,56	0,53	0,57	0,59	0,53	0,55	0,56	0,52

	Sit 1, Est 2, Veg Capinzal n = 0			Sit 1, Est 2, Veg Capoeira n = 97			Sit 2, Est 1, Veg reunidas n = 25		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2				0,62			0,94		
MOLAR3				0,64	0,53		0,89	0,88	
RAIZES				0,41	0,41	0,32	0,87	0,82	0,90
SUTURA				0,39	0,39	0,47	0,92	0,84	0,85

	Sit 2, Est 1, Veg Capinzal n = 6			Sit 2, Est 1, Veg Capoeira n = 19			Sit 2, Est 2, Veg reunidas n = 115		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,95			0,92			0,63		
MOLAR3	0,89	0,85		0,87	0,87		0,54	0,60	
RAIZES	0,98	0,93	0,82	0,83	0,77	0,92	0,32	0,32	0,35
SUTURA	0,87	0,70	0,89	0,92	0,85	0,78	0,36	0,31	0,40

	Sit 2, Est 2, Veg Capinzal n = 51			Sit 2, Est 2, Veg Capoeira n = 64			Sit 2, Est 2, Veg reunidas n = 115		
	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,61			0,66			0,63		
MOLAR3	0,56	0,67		0,53	0,55		0,54	0,60	
RAIZES	0,47	0,38	0,53	0,21	0,28	0,21	0,32	0,32	0,35
SUTURA	0,48	0,37	0,51	0,28	0,28	0,32	0,36	0,31	0,40

## APÊNDICE 4

Magnitudes de correlação entre índices etários craniocentrais em *Bolomys lasiurus*; 30 sítios de 9 municípios do nordeste do Brasil

Sit Três Riachos Feira de Santana				Sit Borgens Triunfo				Sit Cebola Baturité			
MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ
MOLAR2	0,90			MOLAR2	0,69			MOLAR2	0,81		
MOLAR3	0,85	0,92		MOLAR3	0,49	0,54		MOLAR3	0,71	0,73	
RAIZES	0,77	0,69	0,66	RAIZES	0,32	0,57	0,40	RAIZES	0,56	0,48	0,54
SUTURA	0,66	0,70	0,70	SUTURA	0,37	0,56	0,41	SUTURA	0,72	0,37	0,55
			0,34				0,38				0,64
Sit Boa Esperança Feira de Santana				Sit Belisário Triunfo				Sit Ladeira Baturité			
MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ
MOLAR2	0,75			MOLAR2	0,94			MOLAR2	0,90		
MOLAR3	0,76	0,67		MOLAR3	0,88	0,89		MOLAR3	0,71	0,73	
RAIZES	0,69	0,48	0,88	RAIZES	0,80	0,80	0,81	RAIZES	0,64	0,57	0,60
SUTURA	0,52	0,63	0,65	SUTURA	0,79	0,80	0,77	SUTURA	0,66	0,82	0,65
			0,65				0,81				0,33
Sit Morro Segundo Feira de Santana				Sit Periperi Triunfo				Sit S. dos Nobregas Baturité			
MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ
MOLAR2	0,78			MOLAR2	0,90			MOLAR2	0,92		
MOLAR3	0,73	0,82		MOLAR3	0,89	0,81		MOLAR3	0,85	0,92	
RAIZES	0,42	0,62	0,77	RAIZES	0,52	0,56	0,58	RAIZES	0,33	0,30	0,38
SUTURA	0,40	0,52	0,62	SUTURA	0,51	0,47	0,61	SUTURA	0,33	0,48	0,56
			0,61				0,48				-0,10
Sit Estiva Feira de Santana				Sit Bela Vista Triunfo				Sit Sta. Rosa Baturité			
MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ
MOLAR2	0,78			MOLAR2	0,96			MOLAR2	0,86		
MOLAR3	0,87	0,66		MOLAR3	0,86	0,90		MOLAR3	0,73	0,85	
RAIZES	0,64	0,44	0,69	RAIZES	0,92	0,92	0,85	RAIZES	0,78	0,88	0,88
SUTURA	0,66	0,57	0,64	SUTURA	0,61	0,68	0,72	SUTURA	0,71	0,73	0,78
			0,68				0,64				0,73
Sit Santo Antônio Feira de Santana				Sit Calugi Triunfo				Sit Ouro Baturité			
MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ	MOL1	MOL2	MOL3	RAIZ
MOLAR2	0,84			MOLAR2	0,83			MOLAR2	0,91		
MOLAR3	0,40	0,49		MOLAR3	0,84	0,71		MOLAR3	0,89	0,95	
RAIZES	0,07	0,06	-0,18	RAIZES	0,77	0,84	0,73	RAIZES	0,82	0,83	0,91
SUTURA	0,31	0,35	0,24	SUTURA	0,41	0,56	0,43	SUTURA	0,83	0,92	0,92
			-0,08				0,44				0,77

## APÊNDICE 5

Número acumulado de fêmeas de *Bolomys lasiurus* capturadas, autopsiadas (FA) e prenhes (FP), de 1966 a 1974 em Exu, Pernambuco. (Modificado de Almeida *et al.*, 1981)

Mês	Fêmeas capturadas	Fêmeas autopsiadas	Fêmeas prenhes	% $\frac{FP}{FA}$	N° de fetos	N° médio de fetos por FP
janeiro	730	219	29	13,2	143	5
fevereiro	387	168	33	19,6	156	5
março	336	161	65	40,4	393	6
abril	222	118	52	44,1	345	7
maio	288	63	22	34,9	133	6
junho	957	251	79	31,5	438	6
julho	1951	680	66	9,7	353	5
agosto	2830	614	22	3,6	117	5
setembro	2108	251	02	0,8	11	6
outubro	1346	462	03	0,6	11	4
novembro	788	214	01	0,5	05	5
dezembro	710	169	04	2,4	19	5



(contra 51% do primeiro autovalor) (Tabela 14), indicando que as diferenças entre pares de amostras em relação ao segundo componente principal (Fig. 12) podem ter algum significado evolutivo, uma vez que refletem diferenças invariantes ao longo das classes etárias, que devem ter se estabelecido, portanto, em fases do desenvolvimento anteriores às consideradas no presente estudo.

Estes resultados coincidem com os obtidos por (Voss *et al.*, 1990) com populações de *Zygodontomys*, que levaram aqueles autores a sugerir a possibilidade de uma maior relevância dos mecanismos de pré-formação nos processos de diferenciação subgenérica entre cricetídeos neotropicais.

Sob a premissa de que as diferenças evidenciadas pela decomposição da variabilidade craniana reflitam alterações genéticas entre populações, como é sugerido pela persistência ao longo dos intervalos etários comparados, o modelo de Lande (1979) pode ser utilizado para interpretar estas diferenças no contexto das forças evolutivas que agiram em sua determinação. A premissa de herdabilidade estável necessária à aplicação deste modelo também encontra justificativa em estudos ao nível populacional (Lofsvold, 1986).

A aplicação do modelo de Lande (1979) para analisar o papel da seleção natural e da deriva gênica aleatória como determinantes da variação entre populações contemporâneas de mamíferos foi desenvolvida inicialmente por Lofsvold (1988), que estudou a diferenciação entre populações de roedores do gênero *Peromyscus*. Populações locais de *P. leucopus* apresentaram maior correlação entre matrizes genética e local do que subespécies de *P. maniculatus*, indicando que as diferenças na morfologia externa e craniana entre populações de *P. leucopus* desenvolveram-se por deriva genética. Para subespécies de *P. maniculatus*, a hipótese de deriva foi rejeitada.

Entre roedores neotropicais, a abordagem de Lande (1979) foi utilizada por

APÊNDICE 4 (Cont.)

Magnitudes de correlação entre índices etários craniodentais em *Bolomys lasiurus*; 30 sítios de 9 municípios do nordeste do Brasil

Sit Várzea Canabrava Palmeiras			Sit Pimenteira São Benedito			Sit Floresta Itapagé		
MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,79		MOLAR2	0,83		MOLAR2	0,75	
MOLAR3	0,83		MOLAR3	0,94		MOLAR3	0,58	
RAIZES	0,71	0,55	RAIZES	0,84	0,82	RAIZES	0,56	0,45
SUTURA	0,74	0,59 0,73	SUTURA	0,69	0,64	SUTURA	0,64	0,51 0,55
Sit Tiririca Garanhuns			Sit Queimada dos Martins São Benedito			Sit Solidade Itapagé		
MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,82		MOLAR2	0,82		MOLAR2	0,83	
MOLAR3	0,83		MOLAR3	0,86		MOLAR3	0,69	
RAIZES	0,78	0,69	RAIZES	0,74	0,81	RAIZES	0,43	0,59
SUTURA	0,67	0,65 0,58	SUTURA	0,82	0,82	SUTURA	0,21	0,14 0,66
Sit Catolé Pesqueira			Sit Cabeceiras São Benedito			Sit Paraíso Itapagé		
MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,64		MOLAR2	0,85		MOLAR2	0,73	
MOLAR3	0,71		MOLAR3	0,84		MOLAR3	0,66	
RAIZES	0,32	0,38	RAIZES	0,75	0,66	RAIZES	0,30	0,46
SUTURA	0,30	0,38 0,30	SUTURA	0,78	0,75	SUTURA	0,54	0,33 0,50
Sit Passagem Segunda Crato			Sit Barra São Benedito			Sit Prata Primeiro Itapagé		
MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,99		MOLAR2	0,61		MOLAR2	0,85	
MOLAR3	0,82		MOLAR3	0,59		MOLAR3	0,54	
RAIZES	0,59	0,73	RAIZES	0,69	0,64	RAIZES	0,16	-0,16
SUTURA	0,84	0,76 0,66	SUTURA	0,41	0,48	SUTURA	0,56	0,35 0,04
Sit Crispim Crato			Sit Piraguara São Benedito			Sit Maia Itapagé		
MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ	MOL1	MOL2	RAIZ
MOLAR2	0,78		MOLAR2	0,91		MOLAR2	0,82	
MOLAR3	0,65		MOLAR3	0,92		MOLAR3	0,78	
RAIZES	0,57	0,48	RAIZES	0,80	0,83	RAIZES	0,18	0,17 0,49
SUTURA	0,53	0,54 0,62	SUTURA	0,16	-0,12	SUTURA	0,52	0,63 0,53 0,39