

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

Renata Figueira Machado

**FATORES DETERMINANTES DO TAMANHO CORPORAL, FORMA
DO CRÂNIO E USO DO ESPAÇO EM MAMÍFEROS SUL-
AMERICANOS (LAURASIATHERIA), COM ÊNFASE EM FELÍDEOS**

Santa Maria, RS
2017

Renata Figueira Machado

**FATORES DETERMINANTES DO TAMANHO CORPORAL, FORMA DO CRÂNIO
E USO DO ESPAÇO EM MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS (LAURASIATHERIA),
COM ÊNFASE EM FELÍDEOS**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal.**

Orientador: Prof. Dr. Nilton Carlos Cáceres

Santa Maria, RS
2017

Figueira Machado, Renata
Fatores Determinantes do Tamanho Corporal, Forma do
Crânio e Uso do Espaço em Mamíferos Sul-Americanos
(Laurasiatheria), com ênfase em Felídeos / Renata
Figueira Machado.- 2017.
136 p.; 30 cm

Orientador: Nilton Carlos Cáceres
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2017


1. Tamanho do crânio 2. Forma do crânio 3. Ecogeografia
4. Área de vida 5. Felidae I. Carlos Cáceres, Nilton II.
Título.

Renata Figueira Machado

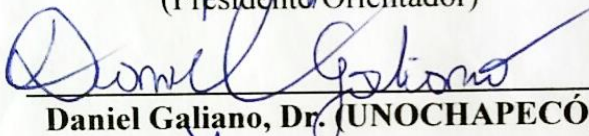
**FATORES DETERMINANTES DO TAMANHO CORPORAL, FORMA DO CRÂNIO
E USO DO ESPAÇO EM MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS (LAURASIATHERIA),
COM ÊNFASE EM FELÍDEOS**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal**.

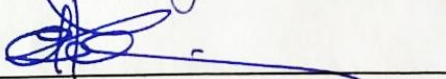
Aprovado em 26 de abril de 2017:



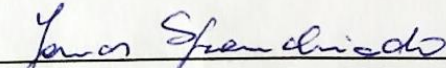
Nilton Carlos Cáceres, Dr. (UFSM)
(Presidente Orientador)



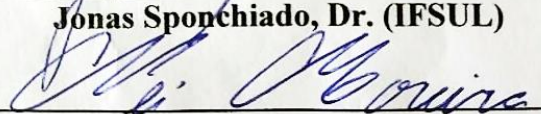
Daniel Galiano, Dr. (UNOCHAPECÓ)



Érika Hingst-Zaher, Dra. (IB)



Jonas Sponchiado, Dr. (IFSUL)



Nei Moreira, Dr. (UFPR)

Santa Maria, RS
2017

DEDICATÓRIA

Aos meus sobrinhos Vinícius e Beatriz, com todo o amor, para que nunca desistam de seus sonhos e sempre acreditem que vale a pena estudar.

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Santa Maria por minha formação desde o mestrado.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela bolsa a mim concedida durante o período de realização deste trabalho.

Ao meu orientador, Nilton Cáceres por sempre estar pronto a auxiliar e tirar dúvidas.

Ao professor Sandro Santos, coordenador do PPG Biodiversidade Animal.

Ao Sidnei, secretário do PPG Biodiversidade Animal, pela amizade e ajuda.

Aos colegas da Cotrijal pelo apoio e por entenderem minha ausência nas jantas.

A banca examinadora, pela disponibilidade.

Aos colegas do laboratório de Ecologia e Biogeografia da Universidade Federal de Santa Maria. Em especial a Luíza Zuchetto Magnus, pela amizade que construímos ao longo de seis anos, pelas dúvidas e angústias divididas, mas também pelos bons momentos e companheirismo nas viagens de coleta de dados e em todo o período da minha pós-graduação. Com certeza, sem a tua ajuda moral e intelectual, esse trabalho não estaria pronto! Muito obrigada!

Aos meus gatos, Xiru (*in memorin*) e César, que muito contribuíram para que meus dias fossem mais leves e alegres ao longo dessa caminhada.

As queridas amigas: Ângela, Rosângela, Lisiane e Ana Paula.

A minha segunda família: meus sogros, Nilo e Marta, e cunhada Morgana, pelo incentivo e apoio.

Agradeço em especial a minha família: meus pais, José e Edi; minhas irmãs Elisângela e Patrícia; meus cunhados, Adalberto (Beto) e Áureo; e meus amados sobrinhos Vinicius e Beatriz, por todo carinho e compreensão.

Ao meu namorado Alexandre Doneda, por todo apoio, compreensão, carinho e amor dedicados a mim ao longo dessa caminhada. Te amo muito!

“...Que a vida é trem-bala, parceiro
E a gente é só passageiro prestes a partir.”
(Ana Vilela)

RESUMO

FATORES DETERMINANTES DO TAMANHO CORPORAL, FORMA DO CRÂNIO E USO DO ESPAÇO EM MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS (LAURASIATHERIA), COM ÊNFASE EM FELÍDEOS

AUTOR: Renata Figueira Machado
ORIENTADOR: Nilton Carlos Cáceres

As características dos animais destacam semelhanças ou diferenças de acordo com o ambiente em que eles estão inseridos e resultam na seleção de caracteres que os determinam, diferenciando-os fenotipicamente. Estudos ecogeográficos mostram a existência de diferenças na forma do crânio de espécies que ocorrem entre regiões estáveis e sazonais, e também a existência de um gradiente latitudinal. Em uma segunda abordagem, alguns fatores fisiológicos e ecológicos dos animais, como a massa corporal e o sexo, podem influenciar o tamanho da área de vida dos animais. O objetivo desse estudo foi analisar as variações no tamanho e na forma do crânio de mamíferos sul-americanos de grupos pertencentes à superordem Laurasiatheria, com ampla distribuição geográfica que ocorrem em biomas abertos e fechados da América do Sul; verificar a existência de um cline latitudinal na variação morfológica e se fatores como a massa corporal, o sexo e o bioma afetam o tamanho da área de vida de felídeos. Para tanto, foram fotografados crânios de 515 espécimes em seis museus da América do Sul e também coletados dados da literatura referentes à massa corporal e média da área de vida de 19 espécies de felídeos e massa corporal, tamanho da área de vida, sexo e bioma de três espécies de felídeos. Através de procedimentos de morfometria geométrica e análises estatísticas uni e multivariadas foi possível constatar que o ambiente no qual o animal está inserido pode ser considerado como um fator de diferenciação do tamanho e da forma do crânio de algumas espécies de mamíferos sul-americanos que estão dentro e fora da Floresta Amazônica. As espécies de Procyonidae e Phyllostomidae na América do Sul apresentaram maiores tamanhos corporais em biomas abertos do que em biomas fechados. A forma do crânio de Procyonidae, Phyllostomidae e fêmeas de Felidae apresentaram maior complexidade em biomas abertos. Foi constatada a influência da alometria na forma do crânio da maioria das espécies. O representante da família Phyllostomidae foi a espécie que mais se diferenciou na transição entre bioma aberto e fechado. Há diferenças no tamanho e forma do crânio e influência da alometria para as espécies *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor*. Em relação ao espaço, o tamanho apresenta variação mais expressiva do que a forma, já para o clima, tanto a forma quanto o tamanho apresentaram variação significativa para as três espécies de felídeos aqui estudadas. O tamanho da área de vida de felídeos é positivamente correlacionado com a massa corporal, independentemente da filogenia. Em nível intraespecífico, tanto a massa corporal quanto a área de vida dos machos são maiores do que as das fêmeas para *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*. O tamanho da área de vida de *P. onca* aumenta em habitats abertos. A massa corporal de *P. onca* é maior em áreas abertas.

Palavras-chave: Tamanho do crânio. Forma do crânio. Laurasiatheria. América do Sul. Bioma. Morfometria geométrica. Ecogeografia. Felidae. *Leopardus pardalis*. *Panthera onca*. *Puma concolor*. Dimorfismo sexual. Tamanho do corpo. Ambiente. Território

ABSTRACT

FATORES DETERMINANTES DO TAMANHO CORPORAL, FORMA DO CRÂNIO E USO DO ESPAÇO EM MAMÍFEROS SUL-AMERICANOS (LAURASIATHERIA), COM ÊNFASE EM FELÍDEOS

AUTHOR: Renata Figueira Machado

ADVISOR: Nilton Carlos Cáceres

The characteristics of animals show similarities or differences according to the environment in which they are inserted and result in selection of characters that determine them, differentiating them phenotypically. Ecogeographic studies show the existence of differences in skull shape of species occurring between stable and seasonal regions, and also the existence of a latitudinal gradient. In a second approach, some physiological and ecological factors of animals, such as body mass and sex, can influence the home range size of animals. The objective of this study was to analyze the variations in the skull size and shape of the South American mammalian belonging to Laurasiatheria superorder, with a wide geographic distribution that occur in open and closed biomes of South America; verify the existence of latitudinal cline in the morphological variation and if factors such as body mass, sex and biome affect the home range size of felids. To answer these questions, 515 specimens were photographed in six South American museums and literature data were collected on body mass and mean of home ranges of 19 species of felids and body mass, home range, sex and biome of three species of felids. Through geometric morphometric procedures and univariate and multivariate statistical analyzes it was possible to verify that the environment in which the animal is inserted can be considered as a factor of differentiation of the skull size and shape of some species of South American mammals that are inside and outside the Amazon Forest. Species of Procyonidae and Phyllostomidae in South America showed larger body sizes in open biomes than in closed biomes. The skull shape of the males and females of the Procyonidae and Phyllostomidae and females of Felidae presented greater complexity in open biomes. It was verified the influence of allometry in the skull shape of most species. The representative of the family Phyllostomidae was the specie that most differentiated in the transition between open and closed biome. There are differences in skull size and shape, and influence of allometry to the species *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* and *Puma concolor*. In relation to the space, the skull size presents a more expressive variation than skull shape, as for the climate, both skull size and shape presented significant variation for the three species of felids studied here. The home range size of felids was positively correlated with body mass, regardless of phylogeny. At the intraspecific level, both body mass and home range of males are higher than females for *P. onca*, *L. pardalis* and *P. concolor*. The home range size of *P. onca* increases in open habitats. The body mass of *P. onca* is greater in open areas.

Keywords: Skull size. Skull shape. Laurasiatheria. South America. Biome. Geometric morphometric. Felidae. *Leopardus pardalis*. *Panthera onca*. *Puma concolor*. Sexual dimorphism. Body size. Environment. Territory.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	19
2	HIPÓTESES E OBJETIVOS	21
2.1	HIPÓTESES	21
2.2	OBJETIVOS	22
2.2.1	Objetivo geral	22
2.2.2	Objetivos específicos	22
3	ARTIGO 1 - VARIAÇÃO NAS CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS DE MAMÍFEROS (LAURASIATHERIA) ENTRE BIOMAS ABERTOS E FECHADOS DA AMÉRICA DO SUL	23
	Resumo	23
	Introdução	24
	Material e Métodos	27
	Resultados	32
	Discussão	41
	Conclusão	45
	Agradecimentos	45
	Referências	46
	Material Suplementar	51
4	ARTIGO 2 – VARIAÇÃO ECOGEOGRÁFICA NO TAMANHO E NA FORMA DE TRÊS ESPÉCIES DE FELÍDEOS SUL-AMERICANOS (MAMMALIA, CARNIVORA)	75
	Resumo	75
	Introdução	76
	Material e Métodos	79
	Resultados	84
	Discussão	92
	Agradecimentos	95
	Referências	96
	Material Suplementar	101
5	ARTIGO 3 – FACTORS AFFECTIN THE HOME RANGE SIZE OF FELIDS (MAMMALIA, CARNIVORA) WITH EMPHASIS ON THREE AMERICAN SPECIES	105
	Abstract	105
	Introduction	106
	Material e Methods	107
	Results	111
	Discussion	106
	Acknowledgements	115
	References	116
	Supplementary Material	122
6	DISCUSSÃO GERAL	125
7	CONCLUSÃO GERAL	129
	REFERÊNCIAS	131

1 INTRODUÇÃO GERAL

A variedade fenotípica, sua origem e como se institui ao meio é um dos grandes norteadores da pesquisa evolucionária (REEVE e SHERMAN, 1993). Por isso, atualmente, há um grande interesse em descrever as semelhanças e diferenças morfológicas entre determinados grupos de animais, para estimar como ocorreu a evolução (CAUMUL e POLLY, 2005). Nesse sentido, a adaptação faz parte da principal questão para se compreender como os diversos organismos evoluem através do tempo (GARDNER, 2009). A associação entre a morfologia e a ecologia pode fornecer informações pertinentes sobre a expressão da interação do fenótipo com o ambiente, mostrando tanto padrões quanto direções da evolução fenotípica (ADAMS e COLLYER, 2009). Sabe-se que diferenças no tamanho dos indivíduos e na forma das estruturas biológicas podem ser fortemente influenciadas por fatores ambientais (MELORO et al., 2014; FRECKLETON e JETZ, 2009). Assim, as variações ambiental e geográfica são apontadas como os principais fatores que influenciam a diferenciação ecomorfológica entre os indivíduos (MELORO et al., 2014; BUBADUÉ et al., 2016; HENDGES et al., 2016). Logo, a variabilidade de estruturas biológicas dentro de um clado não se deve apenas à seleção natural, independentemente do quão bem estruturada ela seja (RAIA et al., 2010). No entanto, além de atribuir se essas interações morfológicas e ambientais ocorrem de fato, um dos pontos principais é descobrir de que modo o ambiente está atuando para que essas mudanças ocorram (BLOIS e HADLY, 2009; POLLY et al., 2011). Grupos taxonômicos bem definidos, como os mamíferos, que apresentam amplas distribuições favorecem esses estudos biogeográficos, pois podem revelar padrões de resposta às mudanças ambientais (BLACKBURN et al., 1999). Existe também o fator alométrico que tem sido descrito como responsável por uma forte parcela na forma de uma estrutura final de um animal (KLINGENBERG, 1998), e sua influência pode permanecer nos indivíduos adultos mesmo com efeito de variação ambiental (CARDINI e ELTON, 2009; MELORO et al., 2014).

O crânio é uma região bastante útil para comparações morfológicas devido à complexidade dos seus padrões de crescimento e as várias funções (mastigação, visão, olfato) servidas pelos diversos órgãos da cabeça (CHEVERUD, 1995). A morfologia dos tecidos duros, como o crânio podem ser facilmente medidos e comparados (ESWARAKUMAR et al., 2002; RICE et al., 2003).

Assim, os mamíferos são um grupo vantajoso para a realização de tais estudos, pois apresentam padrões gerais e bem descritos de desenvolvimento craniano (CHEVERUD, 1995). Padrões comuns de desenvolvimento do crânio foram encontrados, mesmo entre grupos distantes, proporcionando uma boa oportunidade para realizar estudos comparativos, inclusive em contextos evolutivos (MOORE, 1981; SMITH, 1997).

Uma das abordagens possíveis para entender a evolução morfológica baseia-se nas técnicas de morfometria geométrica, cujos estudos visam testar e descrever a variação da forma dos organismos, em nível de dimorfismo sexual, variação intra e interespecífica, variação geográfica, reconstrução das filogenias, sistemática e evolução (FORNEL, 2010). Com o advento da morfometria geométrica, a qual considera variações geométricas da forma, com base numa configuração de pontos anatômicos e na redução dos efeitos inerentes ao tamanho, à localização e a posição estrutural ocupada, pode-se ter dados mais informativos e uma maior compreensão dos objetos estudados (MONTEIRO et al., 2002; PARSONS et al., 2003). As configurações obtidas destas técnicas podem ser facilmente comparadas dentro e entre espécies, usando uma variedade de análises (ZELDITCH et al., 2004), uma facilidade já que o tamanho tem sido considerado como um obstáculo às comparações entre organismos, com métodos sendo usados para remover o seu efeito (SARA e VOGEL, 1996; SWIDERSKI, 2003). Dessa maneira, essas ferramentas relacionadas à forma corporal dos organismos assumem importante papel em estudos biológicos, uma vez que podem refletir experiências biológicas e evolutivas (BOOKSTEIN, 1991; ZELDITCH et al., 2004).

Entende-se como área de vida, a área necessária para um animal forragear, acasalar, descansar e cumprir suas atividades diárias (BURT, 1943). Vários fatores ecológicos e fisiológicos influenciam o tamanho das áreas de vida dos animais (MCLOUGHLIN e FERGUSON, 2000). Animais maiores ou com maior massa tendem a apresentar áreas de vida maiores (CÁCERES, 2003). Assim, o tamanho da área de vida varia de acordo com o tamanho do animal, pois animais maiores necessitam de mais alimento e para isso utilizam uma maior área de vida (KREBS e DAVIS, 1996). O tamanho da área de vida de carnívoros pode variar também de acordo com os hábitos alimentares e também com o sexo (KELT e VAN VUREN, 2001; GRIGIONE et al., 2002). Sabe-se que para felídeos em machos são territoriais para com outros machos e fêmeas são territoriais em relação a outras fêmeas, mas com grande sobreposição de áreas de vida entre machos e fêmeas (SANDERSON et al., 2002), o que por sua vez está correlacionado com a massa corporal, pois o dimorfismo sexual em tamanho para felídeos deve ser relacionado com a oportunidade de competição intrasexual entre machos por companheiras (HESKE e OSTFELD, 1990). A territorialidade dos felinos determina também o

acesso a recursos e eles geralmente dependem de grandes áreas de vida para a sobrevivência para a sobrevivência (RABINOWITZ e NOTTINGHAM, 1986; MACDONALD e LOVERIDGE, 2010).

Em suma, utilizando métodos comumente utilizados em estudos de morfometria geométrica, análises de variância univariada e multivariada, o presente trabalho de Tese visa avaliar os aspectos supracitados.

2 HIPÓTESES E OBJETIVOS

2.1 HIPÓTESES

a) Os diferentes ambientes influenciam os padrões de variação do tamanho e da forma do corpo de mamíferos pertencentes à superordem Laurasiatheria. As espécies apresentam maiores tamanhos corporais em biomas abertos da América do Sul, como observado para os mamíferos terrestres que ocorrem em áreas abertas da África. A forma do crânio apresenta maior complexidade em biomas abertos, pois ambientes mais heterogêneos devem fornecer maiores condições para os indivíduos variarem. A forma é influenciada pelo tamanho do corpo. A família Phyllostomidae apresenta maior volume de modificações na forma e direção evolutiva diferente, devido a adaptação dessa família ter se dado de forma diferente das demais.

b) O espaço exerce maior influência do que o ambiente sobre a variação do tamanho do que sobre a forma das espécies de felídeos, e o ambiente, dirige certa parte da variação do tamanho e da forma das espécies, pois ambientes sazonais têm sido descritos como fatores que selecionam maiores tamanhos corporais e influenciam variações na forma. A alometria influencia as diferenças de forma das espécies devido às restrições biomecânicas mastigatórias.

c) Felídeos com grandes massas corporais têm grandes áreas de vida de acordo com o padrão geral esperado para os mamíferos terrestres. Há diferenças sexuais na massa corporal e no tamanho da área de vida. A filogenia pode eventualmente ter uma fraca influência sobre o tamanho da área de vida de felídeos, uma vez que o sexo e o habitat podem desempenhar um papel mais importante.

2.2 OBJETIVOS

2.2.1 Objetivo Geral

O objetivo desse estudo é analisar as variações no tamanho e na forma do crânio de mamíferos sul-americanos de grupos pertencentes à superordem Laurasiatheria, com ampla distribuição geográfica que ocorrem em biomas abertos e fechados da América do Sul, e também verificar a existência de um cline latitudinal e os fatores que afetam o tamanho da área de vida de felídeos.

2.2.2 Objetivos Específicos

a) Analisar como os diferentes ambientes, abertos e fechados, influenciam as variações no tamanho e na forma do crânio de mamíferos sul-americanos pertencentes à superordem Laurasiatheria, representantes das famílias Mustelidae, Procyonidae, Felidae, Tapiridae e Phyllostomidae, com ampla distribuição geográfica. Analisar se há a influência alométrica na forma do crânio e as mudanças fenotípicas que as espécies sofrem ao passar de um bioma para outro.

b) Analisar a variação craniana do tamanho e forma de três espécies de Felídeos, *Panthera onca* (Linnaeus 1758), *Leopardus pardalis* (Linnaeus 1758) e *Puma concolor* (Linnaeus 1771) de acordo com fatores alométricos, geográficos e climáticos, verificando variações ecogeográficas dessas espécies.

c) Avaliar os fatores que determinam o tamanho da área de vida felídeos em nível inter e intraespecífico. Em nível interespecífico, testar a influência da massa corporal no tamanho da área de vida de 19 espécies de felídeos, controlando a filogenia. Em nível específico, avaliar o efeito do sexo e do habitat (aberto vs. fechado) sobre o tamanho do habitat de *P. onca*; *L. pardalis* e *P. concolor*, que estão entre as espécies de felídeos mais bem estudadas em termos de área de vida.

3 ARTIGO 1:

Variação nas características fenotípicas de mamíferos (Laurasiatheria) entre biomas abertos e fechados da América do Sul

Renata Figueira Machado¹, Luíza Zuchetto Magnus¹, Carla Deonisia Hendges¹, Nilton Carlos Cáceres^{1, 2*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil.

² Departamento de Ecologia e Evolução, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil.

* Corresponding author.

²E-mail address: niltoncaceres@gmail.com

Resumo: As características dos animais são influenciadas, em geral, pelo ambiente em que estão inseridos. Na América do Sul, estudos ecogeográficos têm mostrado a existência de diferenças entre espécies que ocorrem em regiões estáveis e sazonais. Assim, diferenças entre os habitats podem criar pressões seletivas que resultem em divergência morfológica. Testamos a variação do tamanho e forma do crânio de mamíferos-sul americanos do grupo Laurasiatheria, com representantes das famílias Mustelidae, Procyonidae, Felidae, Tapiridae e Phyllostomidae, que ocorrem em biomas abertos e fechados. Procyonidae e Phyllostomidae apresentaram maiores tamanhos corporais em biomas abertos. Encontramos efeito da alometria para todas as espécies, exceto *Tapirus Terrestris*. Encontramos diferenças para forma do crânio de machos de Procyonidae, fêmeas de Felidae e machos e fêmeas de Phyllostomidae nos diferentes biomas. A família Phyllostomidae apresentou maior volume de modificações na forma e direção diferente na trajetória fenotípica em relação às demais famílias. O ambiente pode ser um fator de diferenciação do tamanho e forma dos mamíferos sul-americanos que ocorrem em biomas abertos e fechados. Restrições impostas pelas florestas oferecem limite aos movimentos e também podem moldar a adaptação alimentar, pois há maior disponibilidade de alimentos e itens alimentares de fácil manipulação quando comparados aos encontrados em ambientes abertos e sazonais. Phyllostomidae passa por maiores mudanças fenotípicas de um bioma para outro. Isso pode estar relacionado à grande diversificação sofrida por essa família quando comparada aos outros grupos de mamíferos, ou devido seus hábitos diferenciados como o voo e ecolocalização.

Palavras-chave: Tamanho do crânio, Forma do crânio, Laurasiatheria, América do Sul; Bioma.

¹ Artigo elaborado de acordo com as normas da revista *Evolutionary Biology*.

Introdução

As mudanças ambientais que ocorrem em um determinado ambiente como consequência de eventos como a formação de barreiras geográficas e expansão e contração de biomas levam a diversificação fenotípica dos animais, ou seja, as características dos animais são influenciadas pelo ambiente em que estão inseridos (Adams e Collyer 2009; Rundell and Price 2009; Hoffmann and Sgro 2011; Raia et al. 2013). Nesse contexto, pode-se citar a grande riqueza de vertebrados existente na bacia Amazônica, que surgiu no Mioceno (~ 23 Ma) e pode ser ligada ao soerguimento dos Andes, o qual foi o responsável pela modificação das paisagens Sul-Americanas (Hoorn et al. 2010). Para as Savanas, um aspecto geral na evolução desse tipo de bioma que deve ser destacado é a mudança rápida e inovadora que caracteriza muitos táxons, como por exemplo, os mamíferos que desenvolveram dentição hipsodonte, que é uma adaptação à alimentação de plantas de formações abertas, experimentaram uma evolução muito rápida e, na maioria dos casos, uma considerável diversificação (Webb 1977).

Existem algumas explicações relacionadas a diferenças no tamanho e forma corporal de mamíferos que ocorrem em formações abertas e fechadas, como por exemplo, na África e Austrália, o número de espécies de médio e grande porte é na sua maioria relacionada com áreas de formação aberta (De Vivo e Carmignotto 2004; Travouillon e Legendre 2009) e a maioria da fauna de mamíferos extinta de médio e grande porte da América do Sul também foram associadas com formações abertas (MacFadden e Shockey 1997; Cartelle 1999; Rancy 1999; Cristoffer e Peres 2003). Assim, a perda de linhagens de mamíferos de maior porte na América do Sul é atribuída à diminuição de áreas abertas de vegetação sendo sua sobrevivência na África atribuída à existência de vastas savanas (De Vivo e Carmignotto 2004). Podemos citar como exemplos de diferenças de tamanhos corporais entre áreas abertas e fechadas o elefante da floresta (*Loxodonta cyclotis*), que é menor, comparado ao seu congênere de savana (*Loxodonta africana africana*), apresentando até metade do peso e tamanho (Holdenorth e Diller 1977); e o búfalo da floresta (*Syncerus caffer nanus*), com massa corporal de 300 Kg, distinto das formas que ocorrem na savana (*Syncerus c. caffer*), as quais atingem até 800 Kg (Holdenorth e Diller 1977). A disponibilidade de alimentos nessas áreas também pode exercer influência sobre a variação das estruturas dos animais sendo um forte preditor do tamanho corporal (Ashton 2004; Meiri et al 2007), como acontece para o urso pardo (*Ursus arctos*), porém para essa espécie a disponibilidade de alimento não está associada a um cline latitudinal (Meiri et al 2007). Entender as pressões seletivas que o ambiente exerce sobre o tamanho do corpo é uma tarefa importante na biologia evolutiva e na macroecologia (Bro-Jorgensen 2008). Pesquisas sobre gradientes de tamanho do corpo têm sido intensas nas últimas décadas, pois o tamanho do corpo pode ser relacionado a características fisiológicas, ecológicas e evolutivas dos animais (Mcnab 1979; Peters 1983; Lindstedt e Boyce 1985; Cushman et al. 1993). A

Regra de Bergmann é uma das mais conhecidas generalizações empíricas da ecologia geográfica, a qual defende que há um aumento no tamanho do corpo em climas frios (Mcnab 1979; Peters 1983; Lindstedt e Boyce 1985; Cushman et al. 1993). Dessa forma podemos dizer que o ambiente determina que os corpos se adaptem regionalmente, devido à variação sazonal na disponibilidade de recursos, tornando-se maiores (Boyce 1978).

Na América do Sul, alguns estudos ecogeográficos mostram a existência de diferenças na forma do crânio de espécies que ocorrem entre regiões estáveis e sazonais, e também a existência de um gradiente latitudinal (Machado e Hingst-Zaher 2009; Cáceres et al. 2014; Meloro et al. 2014b; Hendges et al. 2016; Bubadué et al. 2016;). Assim, as características dos animais destacam semelhanças ou diferenças de acordo com o ambiente em que eles vivem e resultam na seleção de caracteres que as determinam, diferenciando-os fenotipicamente (Adams e Collyer 2009). Variações na forma relacionadas com o ambiente já foram descritas para diversas espécies, como macacos, cachorros e porcos, podendo a variação ambiental ser considerada como um dos principais fatores que influenciam a diferenciação ecomorfológica entre elas (Meloro et al. 2014a; Bubadué et al. 2016; Hendges et al. 2016), além de influenciar também no tamanho do corpo (Meloro et al. 2014a).

Sabe-se que mamíferos são influenciados pela abundância de recursos locais (Meserve et al. 1988) e, dessa forma, as variações morfológicas do crânio através do ambiente podem ser moldadas, por exemplo, pela dieta (Santana et al. 2012). Em morcegos filostomídeos, por exemplo, o consumo de itens duros tem sido associado à evolução do desempenho de grande força de mordida, ampla inserção dos músculos mastigatórios, palato largo, crânio curto e molares bem desenvolvidos (Marchán-Rivadeneira et al. 2010; Santana et al. 2011; Santana et al. 2012). A força de mordida também evoluiu em outros mamíferos que consomem alimentos resistentes como carnívoros e ungulados (Pérez-Barbería e Gordon 1999; Dumont et al. 2016). Porém não se pode esquecer do fator alométrico que tem sido apontado como responsável por uma forte parcela na forma de uma estrutura final (Klingenberg 1998), sendo provável que a influência alométrica permaneça nos indivíduos adultos mesmo com efeito de variação ambiental (Cardini e Elton 2009; Meloro et al. 2014a). A influência da alometria já foi observada para carnívoros das famílias Mustelidae (Suzuki et al. 2011; Suzuki et al. 2012) e Felidae (Slater e Van Valkenburgh 2009; Segura et al. 2013) e para morcegos da família Phyllostomidae (Hayssen e Kunz 1996; Nogueira et al. 2005). Assim, a alometria pode ser considerada, uma variável influente que mostra que a alteração da forma acompanha as mudanças de tamanho (Klingenberg 1998; Marroig 2007; Meloro et al. 2014a).

Recentemente, Adams e Collyer (2009) introduziram a análise de trajetória fenotípica que permite a visualização e a descrição estatística de como o ambiente age sobre as mudanças complexas de fenótipo (Dennis et al. 2010). Em algumas circunstâncias essa análise pode ser utilizada para fornecer uma avaliação dos padrões

de convergência, divergência e paralelismo entre os grupos de animais (Adams e Collyer, 2009). Como por exemplo, evolução convergente na morfologia de animais que ocupam ambientes semelhantes pode ocorrer em diversos grupos de animais sendo geralmente considerada como evidência de adaptação (McLennan e Brooks 1993; Pagel 1994), ou ainda, diferenças entre os habitats podem criar pressões seletivas que resultem em divergência morfológica (Langerhans et al. 2003). Porém, os autores descrevem que mudanças nas características fenotípicas podem ser resultado tanto de fatores externos (por exemplo, alterações do ambiente) quanto internos (por exemplo, mudanças genéticas) (Adams e Collyer 2009). Semelhanças nos padrões de variação entre espécies diferentes e distantemente relacionados podem ser um indicativo de semelhanças entre as forças seletivas que moldam a história evolutiva das espécies (Cardini et al. 2013).

O crânio é uma região bastante útil para comparações morfológicas devido à complexidade dos seus padrões de crescimento e de suas várias funções (mastigação, visão, olfato). Neste aspecto, os mamíferos são um grupo vantajoso para a realização de estudos sobre a influência do ambiente sobre a morfologia craniana, uma vez que apresentam padrões gerais e bem descritos de desenvolvimento craniano, com os ossos homólogos interagindo para cobrir os órgãos principais e participando de várias funções entre as diversas ordens (Cheverud 1982, 1995). Grupos taxonômicos bem definidos que apresentam amplas distribuições favorecem esses estudos biogeográficos, pois podem revelar padrões de resposta às mudanças ambientais regionais (Blackburn et al. 1999). A diversidade fenotípica pode ser resultado de fatores ambientais e mudanças climáticas como, por exemplo, a formação de barreiras geográficas e as mudanças seculares na temperatura global (Rundell e Price 2009; Hoffmann e Sgro 2011; Raia et al. 2013). A América do Sul apresenta uma grande diversidade de biomas. Suas principais áreas cobertas por vegetação de floresta são: a Floresta Tropical Amazônica (incluindo o oeste dos Andes, Colômbia e Norte do Equador) e a Floresta Tropical Atlântica do leste do Brasil. Entre a Amazônia e a Floresta Atlântica encontra-se uma vasta faixa de vegetação aberta, estendendo-se por todo o continente: o Cerrado e a Caatinga, no centro e no Nordeste do Brasil, respectivamente; o Chaco, que ocorre na Bolívia, Paraguai e norte da Argentina, uma área de savana chamada de Llanos que ocorre na Colômbia e Venezuela e, para o sul do continente, os campos dos Pampas e os Estepes argentinos (Coutinho 1978; Da Silva e Bates 2002; De Vivo e Carmignotto 2004). Essa ampla diversidade de biomas da América do Sul e conseqüente variação ambiental podem resultar em adaptação, um dos mecanismos comuns implícitos à evolução fenotípica nos animais (Meloro et al. 2014a). Alguns estudos realizados na Amazônia mostram que há influência das mudanças ambientais causadas pelo isolamento geográfico na diversificação e distribuição de alguns táxons tais como pássaros (Haffer 1967) e primatas (Chiou et al. 2011; Lynch Alfaro et al. 2012). O corredor existente entre a Amazônia e a Floresta Atlântica, com ampla faixa e tipos

distintos de vegetação aberta que se estende por todo o continente (De Vivo e Carmignotto 2004) tem sido considerado como uma importante restrição à migração de espécies de regiões de floresta tropical (Mori et al. 1981).

O objetivo desse estudo é analisar as variações no tamanho e na forma do crânio de mamíferos sul-americanos pertencentes a superordem Laurasiatheria, com ampla distribuição geográfica e que ocorrem em biomas abertos e fechados da América do Sul. Especificamente, espera-se que os diferentes ambientes influenciem os padrões de variação do tamanho e da forma do corpo dos representantes das famílias Mustelidae, Procyonidae, Felidae, Tapiridae e Phyllostomidae, apesar da grande diferença morfológica entre as espécies. As espécies devem apresentar maiores tamanhos corporais em biomas abertos da América do Sul, como já constatado para espécies de mamíferos que ocorrem em ambientes abertos na África. A forma do crânio deve apresentar maior complexidade em biomas abertos, pois ambientes mais heterogêneos devem fornecer maiores condições para os indivíduos variarem. Uma vez que se espera que a forma seja influenciada pelo tamanho do corpo (fator alométrico) testamos o sinal alométrico na forma do crânio. Também comparamos o tamanho e a direção dos vetores evolutivos de forma do crânio dessas famílias de mamíferos que ocorrem em biomas abertos e fechados, esperando que a família Phyllostomidae apresente diferentes tamanho e direções evolutivas, devido a adaptação dessa família ter se dado de forma diferente das demais.

Material e Métodos

Coleta de Dados

Nós fotografamos a vista ventral do crânio de 485 espécimes adultos representantes de cinco famílias de mamíferos *laurasiaterios*: *Eira barbara* (Linnaeus, 1758) – Mustelidae; *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) – Procyonidae; *Leopardus pardalis* (Linnaeus 1758) e *Puma concolor* (Linnaeus 1771) – Felidae; *Tapirus terrestris* (Linnaeus 1758) – Tapiridae; *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) - Phyllostomidae (Fig. 1, e Tabela 1; ver também material suplementar Tabela S1). Tiramos as fotos com uma câmera fotográfica digital (Nikon P520) a uma distância fixa (1,5 m para *A. lituratus* e 2 m para as demais espécies) com o palato posicionado perpendicularmente à lente da câmera.

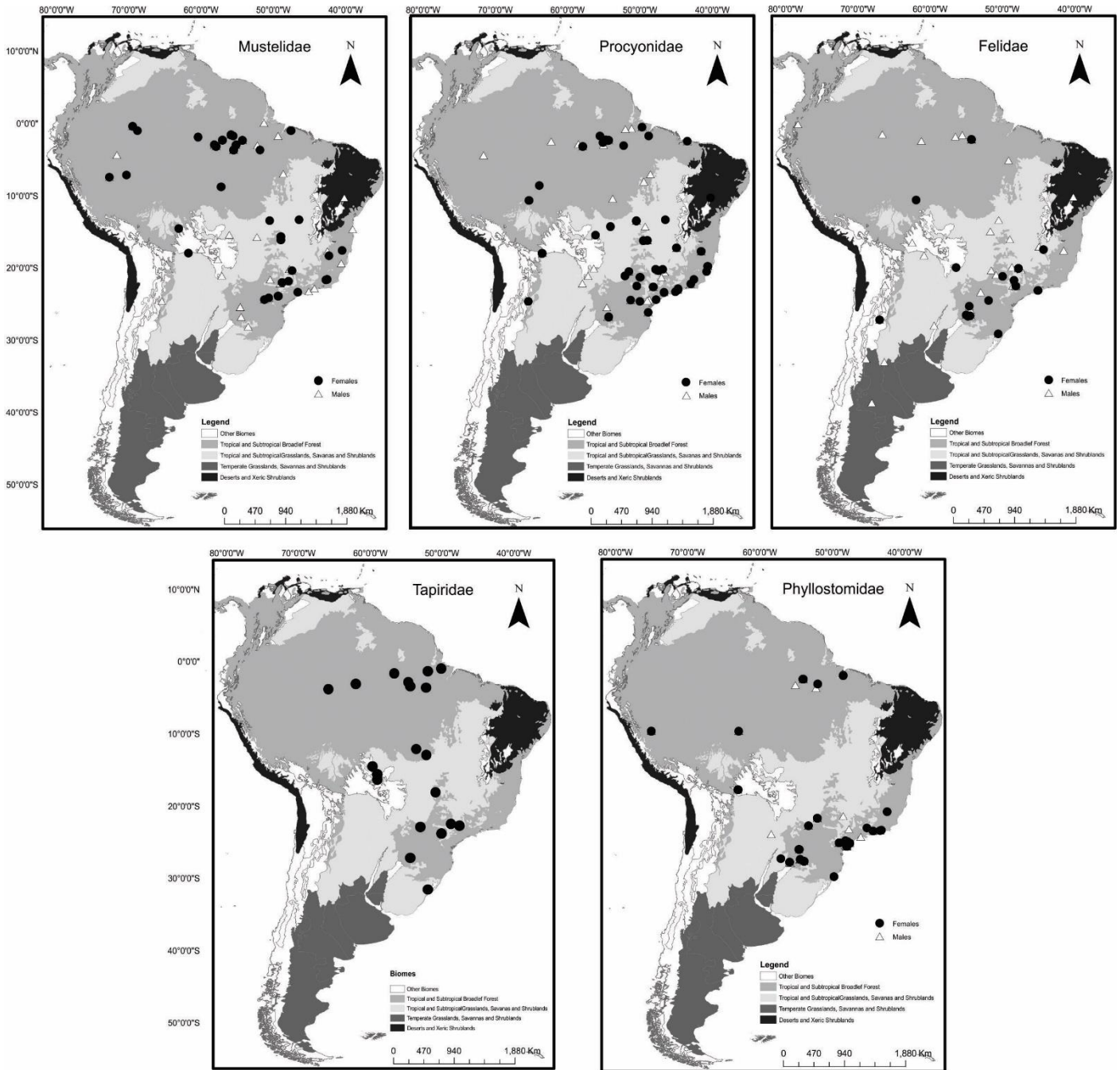


Figura 1. Distribuição geográfica das amostras de crânios pertencentes a seis famílias de mamíferos da América do Sul. A classificação das ecorregiões seguem Olson et al. (2001).

Tabela 1. Número de machos e fêmeas por família e por bioma.

Machos	Amostra total	Bioma aberto	Bioma fechado
Mustelidae	47	27	20
Procyonidae	62	43	19
Felidae	50	37	13
Phyllostomidae	84	63	21
TOTAL	243	170	73
Fêmeas			
Mustelidae	50	19	31
Procyonidae	57	40	17
Felidae	25	20	5
Phyllostomidae	87	68	19
TOTAL	219	147	72
Tapiridae*	23	14	9

*Amostra total incluindo machos, fêmeas e indeterminados.

Digitalizamos vinte marcos homólogos bidimensionais sobre as fotos, por um único observador (R.F.M.), a fim de evitar o erro inter-observador, utilizando o software tpsDig2 v. 2.16 (Rohlf 2015). A configuração dos marcos descreve a forma do crânio compartilhada pelos representantes das famílias em vista ventral: comprimento e a largura total do crânio, a largura e a posição do focinho e do palato, tamanho e largura do forame incisivo, área do músculo temporal (arco zigomático), bula timpânica, a posição e o tamanho do terceiro pré-molar (Fig. 2).

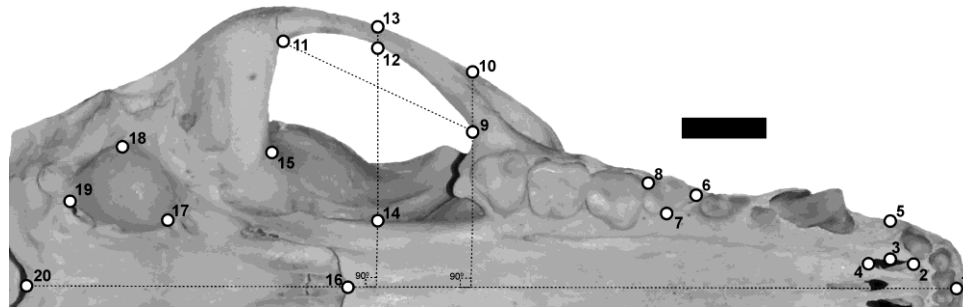


Figura 2. Posição dos 20 marcos anatômicos homólogos em um crânio de *Nasua nasua*, representando os marcos utilizados em todas as espécies. Definição do marcos: 1 = ponto médio entre os incisivos; 2 = extremidade anterior do forame incisivo; 3 = ponto médio do forame incisivo; 4 = extremidade posterior do forame incisivo; 5 = projeção sobre a borda externa do focinho, desenhada do marco 3; 6 = extremidade anterior do terceiro pré-molar; 7 = extremidade medial do terceiro pré-molar; 8 = extremidade póstero-lateral do terceiro pré-molar; 9 = entremidade anterior na curvatura do arco zigomático; 10 = projeção sobre a borda externa do processo zigomático, desenhada a partir do marco 9 em um ângulo de 90° com a linha perpendicular à linha entre os pontos de referência 1-20; 11 = extremidade póstero-lateral na curvatura do processo zigomático; 12 = projeção sobre a borda interna do arco zigomático, desenhada a partir do ponto médio dos pontos de referência 9-11 em um ângulo de 90° com a linha perpendicular à linha entre os pontos de referência 1-20; 13 = projeção sobre a borda externa do processo

zigomático, desenhada a partir do marco 12 em um ângulo de 90° com a linha perpendicular à linha entre os pontos de referência 1-20; 14 = projeção sobre a borda externa do palato, desenhada a partir do ponto médio dos pontos de referência 9-11 num ângulo de 90° com a linha perpendicular à linha entre os marcos 1-20; 15 = extremidade póstero-medial na curvatura do processo zigomático; 16 = extremidade mais posterior da sutura entre palatos; 17 = extremidade antero-medial da bula auditiva; 18 = extremidade lateral da bula auditiva; 19 = extremidade posterior da bula auditiva; 20 = extremidade anterior ao forame magno.

Após a digitalização dos marcos anatômicos, realizamos uma Análise de Procrustes Generalizada (GPA, Rohlf e Slice 1990) para remover as diferenças de escala, posição e orientação das coordenadas a partir dos marcos originais. Este procedimento gerou um novo conjunto de coordenadas, as coordenadas procrustes utilizadas como variáveis de forma do crânio. Extraímos o tamanho do crânio diretamente como tamanho centróide (Bookstein 1989) e transformamos em log (lnCS) para ser usado nas análises subsequentes. Uma Análise de Componentes principais (Relative Warp - RWA) nos permitiu visualizar graficamente as deformações dos vetores que explicaram a maior parte da variação da forma (deformações relativas ou Relative Warps -RW) (Zelditch et al. 2004). Nós usamos o Software tpsRelw versão 1.49 para calcular a GPA e RWA (Rohlf 2015).

Nós obtivemos as coordenadas geográficas para cada localidade nos dados da coleção ou extraímos no Google Earth usando o nome da localidade onde o espécime foi coletado como referência. Inicialmente, nós classificamos cada localidade de acordo com as ecorregiões de Olson et al. (2001), mas, como nosso objetivo foi avaliar a variação da forma do crânio em biomas abertos e fechados, nós refinamos a classificação em: Bioma aberto (0), sendo considerados os biomas fora e ao sul da Amazônia, e Bioma fechado (1), sendo considerada a Floresta Amazônica (Meloro et al. 2014a).

Dimorfismo Sexual

Para detectar o dimorfismo sexual no tamanho, realizamos análises de variância (ANOVA) com lnCS sendo utilizado como variável resposta e sexo como fator. Para detectar dimorfismo na forma, realizamos análises de variância multivariada (MANOVA), sendo utilizados como variáveis resposta os eixos de deformações relativas da forma (RW's) que explicam 95% da variância (Meloro e O'Higgins 2011) e sexo como fator. Fizemos as análises de ANOVA e MANOVA no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

Tamanho do crânio

Nós aplicamos uma ANOVA separadamente para cada família, para testar se os representantes das famílias diferem no tamanho do crânio em biomas abertos e fechados. O tamanho do crânio (lnCS) foi utilizado como variável resposta e biomas como fatores. Para as famílias que apresentaram influência da latitude na variação

do tamanho do crânio (Material suplementar, Tabela S2), realizamos uma ANCOVA, adicionando a latitude como covariável para controlar o seu efeito. Nós log transformamos todos os dados para garantir os pressupostos dos testes paramétricos. Realizamos as análises de ANOVA e ANCOVA no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

Alometria

Verificamos a presença da alometria na forma do crânio por meio de análises multivariadas de regressão com o logaritmo natural do tamanho do centróide (lnCS) como variável independente e as coordenadas procrustes como variáveis dependentes. Realizamos essa análise através do software MorphoJ (Klingenberg 2011). Posteriormente, geramos variáveis de forma "livre de tamanho" obtidas como resíduos da alometria multivariada utilizando o Software MorphoJ (Klingenberg 2011), que foram utilizadas em todas as análises subsequentes. Essas coordenadas foram tratadas como anteriormente para as análises sem controle da alometria. Para isso, utilizamos o Software tpsRelw versão 1.49 (Rohlf 2015).

Forma do crânio

Nós aplicamos uma MANOVA separadamente para cada família, para testar se as famílias diferem na forma do crânio entre os tipos de biomas. Eixos da forma (RW's) que explicaram 95% da variância foram incluídos como variáveis resposta (Meloro e O'Higgins 2011) e os biomas foram utilizados como fatores. Novamente, para as famílias que apresentaram efeito da latitude sobre a forma do crânio (Material suplementar, Tabela S2), nós realizamos uma MANCOVA utilizando a latitude como covariável. Realizamos as análises de MANOVA e MANCOVA no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015). Para verificar a variação da forma do crânio em biomas abertos e fechados, nós utilizamos um modelo de regressão onde a variável preditora é uma variável binária, usando o software tpsRegr v. 1.38 (Rohlf 2011).

Trajetória fenotípica

Nós utilizamos a análise de trajetória fenotípica proposta por Adams e Collyer (2009) para testar a hipótese de que alterações na forma craniana em biomas abertos e fechados ia ocorrerem de forma semelhante nos diferentes representantes das famílias, ou seja, que evoluíram sob o mesmo tipo de seleção. Nós utilizamos os biomas abertos e fechados como indicadores da característica ambiental e as variáveis de forma para detectar os vetores evolutivos (Adams e Collyer 2007). No nosso caso, com apenas dois pontos na trajetória (bioma aberto e fechado), o vetor que conecta uma forma "média" (ou *consensus*) do ambiente com os vetores evolutivos tem dois

componentes: direção e tamanho. Ao empregar a análise de Adams e Collyer (2009) foram comparados estes dois vetores entre os representantes das famílias para determinar a extensão na qual os padrões de evolução fenotípica são congruentes. Foram comparados vetores de transformações fenotípicas (tamanho e direção) através dos ambientes somente entre os representantes das famílias Mustelidae, Procyonidae, Felidae e Phyllostomidae, as quais apresentaram número de amostras suficiente para realizar a análise. Nós realizamos a análise utilizando o pacote geomorph (Adams e Otarola-Castillo 2013) no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

Resultados

Dimorfismo Sexual

Detectamos a presença de dimorfismo sexual em tamanho e forma do crânio para as espécies *E. barbara*, *N. nasua* e *P. concolor* (Tabela 2 e 3) e em tamanho para as espécies *L. pardalis* e *A. lituratus* (Tabela 2). Assim as análises foram feitas utilizando-se machos e fêmeas separadamente, exceto para a espécie *Tapirus terrestris*, que não apresentou dimorfismo sexual para tamanho e forma (Tabela 2 e 3).

Tabela 2. Dimorfismo sexual no tamanho do crânio entre espécies de mamíferos da América do Sul estudadas.

	F	df 1	df 2	p
<i>Eira barbara</i>	34.710	1	95	<0.001
<i>Nasua nasua</i>	21.770	1	117	<0.001
<i>Leopardus pardalis</i>	12.170	1	50	<0.001
<i>Puma concolor</i>	7.830	1	21	0.010
<i>Tapirus Terrestris</i>	0.750	1	10	0.470
<i>Artibeus lituratus</i>	6.565	1	169	0.010

Tabela 3. Dimorfismo sexual na forma de crânio entre espécies de mamíferos da América do Sul estudadas.

	Pillai's traice	F	p
<i>Eira barbara</i>	0.352	$F_{19,79} = 2.262$	0.006
<i>Nasua nasua</i>	0.302	$F_{16,103} = 2.788$	<0.001
<i>Leopardus pardalis</i>	0.424	$F_{16,35} = 1.611$	0.117
<i>Puma concolor</i>	0.780	$F_{13,11} = 3.011$	0.030
<i>Tapirus terrestris</i>	0.398	$F_{6,5} = 0.552$	0.754
<i>Artibeus lituratus</i>	0.181	$F_{22,149} = 1.502$	0.080

Efeito do ambiente sobre o tamanho do crânio

A ANOVA mostrou diferenças significativas para tamanho do crânio em biomas abertos e fechados apenas para machos e fêmeas de Procyonidae e de Phyllostomidae (Tabela 4 e Fig. 3). Ambos os sexos apresentam

maiores tamanhos corporais em biomas abertos. Essa diferença se mantém mesmo após controlar o efeito da latitude para machos e fêmeas dos representantes das duas famílias (Material suplementar, Tabela S3).

Tabela 4. Resultados do ANOVA para a variação do tamanho do crânio (lnCS) de machos e fêmeas em biomas abertos e fechados.

	F	<i>df</i> 1	<i>df</i> 2	<i>p</i>
Machos				
Mustelidae	0.163	1	45	0.689
Procyonidade	12.13	1	60	< 0.001
Felidae	0.038	1	48	0.846
Phyllostomidae	20.56	1	82	< 0.001
Fêmeas				
Mustelidae	0.208	1	48	0.650
Procyonidade	26.71	1	55	< 0.001
Felidae	1.745	1	23	0.199
Phyllostomidae	37.68	1	85	< 0.001
Amostra total				
Tapiridae	1.376	1	21	0.268

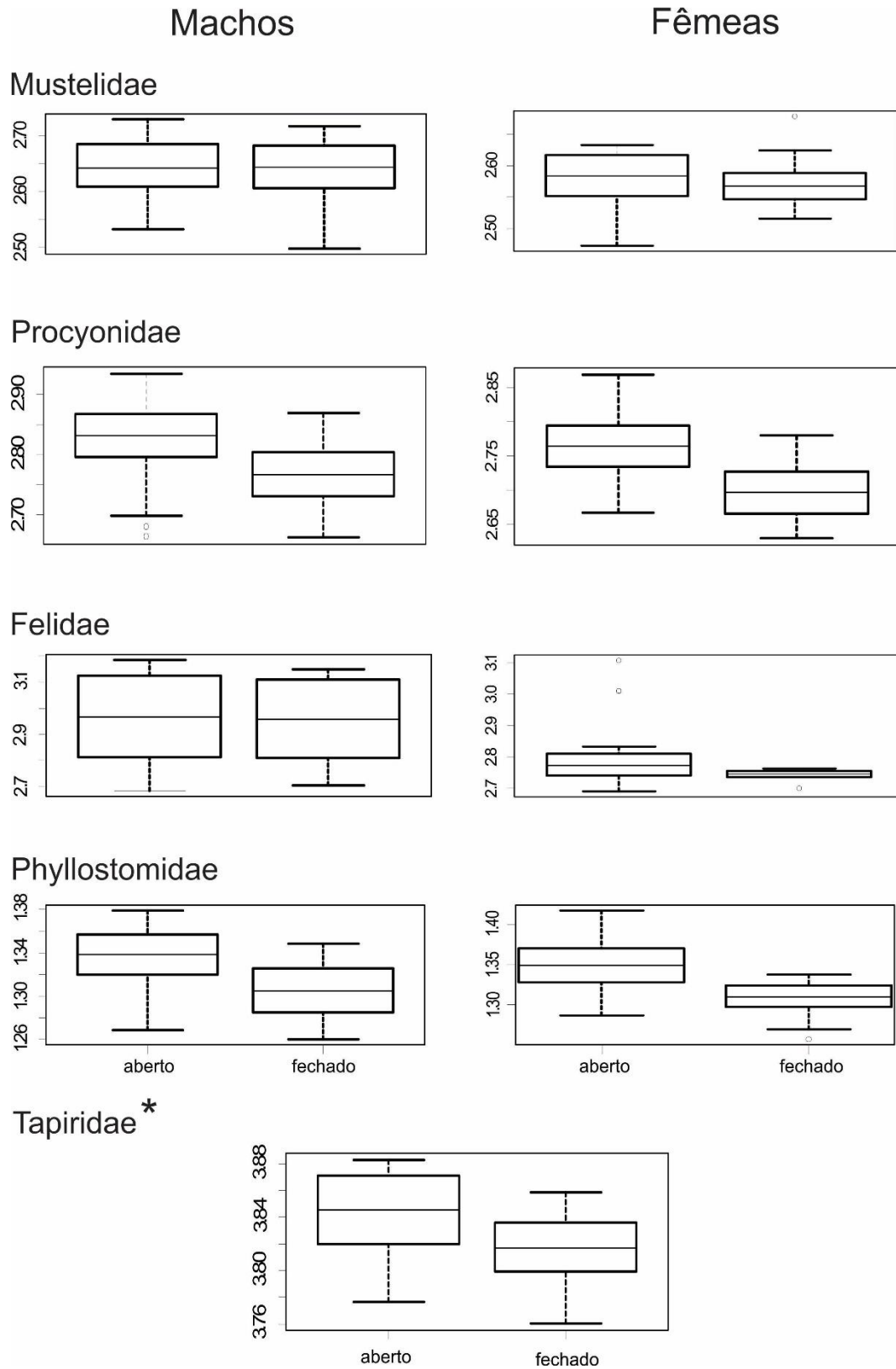


Figura 3. Resultados do ANOVA para a variação do tamanho do crânio (lnCS) de machos e fêmeas em biomas abertos e fechados. Linha preta = média; caixa = desvio padrão; barra horizontal = valor máximo e valor mínimo.

*Amostra total de Tapiridae incluindo indivíduos machos, fêmeas e indeterminados.

Efeito do ambiente sobre a forma

Para a amostra total de machos e fêmeas, os primeiros cinco e quatro eixos da forma (Relative Warps- RW) explicaram cumulativamente 95% da variância total, respectivamente. Plotando o primeiro e o segundo eixo das deformações relativas (RW) tanto de machos (46.46% e 30.02%) quanto de fêmeas (44.86% e 33.16%) percebe-se que houve uma segregação entre os representantes das famílias, com o primeiro eixo separando Mustelidae, Felidae, Procyonidae e Tapiridae da família Phyllostomidae; e o eixo 2 apresentando sobreposição entre os representantes das famílias Felidae e Mustelidae e as famílias Procyonidae e Tapiridae. Para fêmeas, porém, no extremo negativo do RW2, houve maior sobreposição entre amostras de Felidae e Mustelidae. De forma geral, para machos e fêmeas, o extremo negativo do RW1 está relacionado com área maior e mais robusta do músculo temporal, terceiros molares maiores, focinho curto, bula timpânica maior e caixa craniana larga, ao passo que o oposto é visto no extremo positivo deste eixo. O RW2 separou os representantes das famílias seguindo as separações de RW1, descrevendo as mudanças de forma no extremo negativo, relacionadas a um crânio com área do músculo temporal maior e robusto, terceiros molares maiores, focinho curto, bula timpânica menor e caixa craniana larga. O extremo positivo de RW2 apresentou características opostas (Fig. 4).

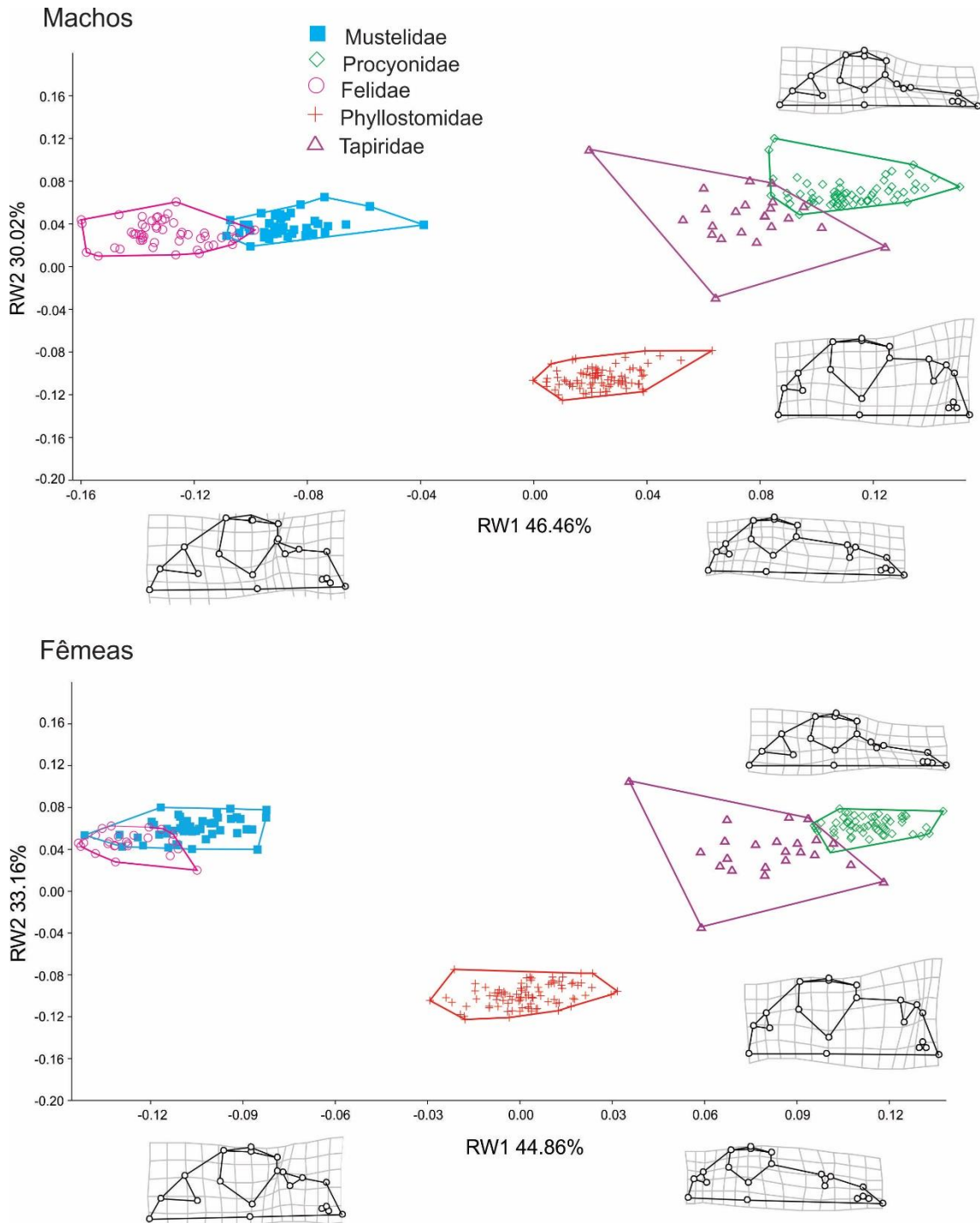


Figura 4. Eixos de deformações relativas da forma (Relative Warps - RW) de RW1 contra RW2 de machos e fêmeas de Mustelidae, Procyonidae, Felidae, Tapiridae e Phylloatomidae. Grades mostram separação das famílias e deformações relativas da forma do crânio nos extremos positivos e negativos dos eixos.

Alometria

Os resultados da alometria foram significativos para machos e fêmeas de Mustelidae ($p < 0.001$), com o tamanho explicando 15% e 13% da variação da forma do crânio, respectivamente. Para machos e fêmeas de

Procyonidae ($p < 0.001$, $p < 0.001$), com tamanho explicando 38% e 19%. Machos e fêmeas de Felidae ($p < 0.001$, $p < 0.003$), com tamanho explicando 19% e 11%. E, machos e fêmeas de Phyllostomidae ($p < 0.001$, $p < 0.001$), com tamanho explicando 10% e 12% da variação respectivamente. Para o representante da família Tapiridae a alometria não foi significativa ($p = 0.145$).

Forma do Crânio

Encontramos diferenças significativas para forma do crânio de machos e fêmeas do representante de Procyonidae que ocorrem em biomas abertos e fechados (Tabela 5 e Fig. 5b), porém para fêmeas, essa variação na forma do crânio não se manteve após controlar a latitude (Material suplementar, Tabela S4) ao passo que para machos, sim. Em biomas abertos, machos dessa família apresentaram variações muito sutis em todas as estruturas, com maior área do músculo temporal, maior bula timpânica, focinho levemente mais alongado, caixa craniana levemente mais robusta e terceiro pré-molar maior quando comparados aos machos que ocorrem em ambiente fechado. Fêmeas dos representantes de Felidae também apresentaram mudanças significativas na forma do crânio entre os ambientes, com maior área do músculo temporal e bula timpânica em relação às fêmeas que ocorrem em bioma fechado (Fig. 5c). Machos e fêmeas do representante da família Phyllostomidae também apresentaram variação significativa na forma do crânio entre os ambientes (Tabela 5 e Fig. 5d), mesmo após controlar a latitude (Material suplementar, Tabela S4). Machos do representante de Phyllostomidae que ocorrem em biomas abertos apresentam projeção da borda interna para a borda externa do arco zigomático expandida, área do músculo temporal, bula timpânica e caixa craniana maiores em relação aos machos que ocorrem em bioma fechado. Fêmeas do representante de Phyllostomidae apresentaram maior área do músculo temporal e maior bula timpânica em biomas abertos, sendo o oposto visto em bioma fechado (Fig. 5d). O representante da família Tapiridae apresentou resultado marginalmente significativo na forma do crânio entre os ambientes, porém não houve diferenças visualmente significativas na forma do crânio, talvez devido ao baixo número de amostras para essa família (Tabela 5 e Fig. 5e).

Tabela 5. Resultados do MANOVA para a variação da forma do crânio (eixos de deformações relativas da forma ou Relative Warps - RW) de machos e fêmeas em biomas abertos e fechados

	Pillai's trace	F	<i>p</i>
Machos			
Mustelidae	0.499	F _{16,30} = 1.868	0.060
Procyonidae	0.390	F _{13,48} = 2.366	0.010
Felidae	0.287	F _{16,33} = 0.832	0.643
Phyllostomidae	0.621	F _{21,62} = 4.839	<0.001
Fêmeas			
Mustelidae	0.281	F _{17,32} = 0.738	0.742
Procyonidae	0.731	F _{17,39} = 6.246	<0.001
Felidae	0.734	F _{12,12} = 2.766	0.040
Phyllostomidae	0.494	F _{20,66} = 3.223	<0.001
Amostra total			
Tapiridae	0.625	F _{9,13} = 2.716	0.050

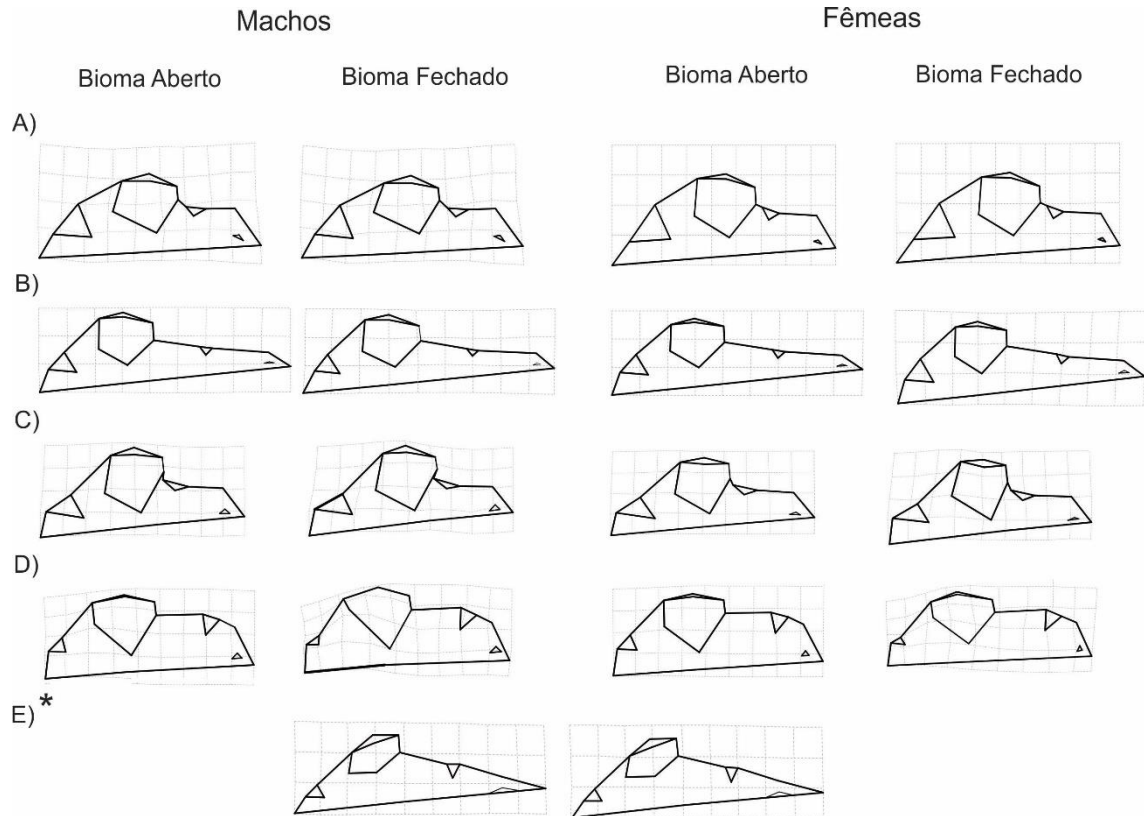


Figura 5. Grades de deformações para a variação da forma do crânio de machos e fêmeas em biomas abertos e fechados. (A) Mustelidae, (B) Procyonidae, (C) Felidae (D) Phyllostomidae e (E) Tapiridae.

* Amostra total de Tapiridae incluindo indivíduos machos, fêmeas e indeterminados.

Trajatória fenotípica

Tanto para a amostra de machos quanto para fêmeas, Phyllostomidae apresenta maior volume de modificações (tamanho) na forma quando passa de um ambiente para outro em relação aos representantes das famílias Mustelidae e Procyonidae. Phyllostomidae também apresenta direção da trajetória fenotípica diferente dos demais grupos. Entre machos dos representantes de Procyonidae e Mustelidae foram encontrados resultados que mostram diferença somente para a direção da modificação da forma do crânio. Para os demais resultados, as diferenças não foram significativas, significando que as demais famílias apresentam similaridades nos vetores tamanho e direção de forma do crânio na transição de biomas abertos para fechados (Tabela 6 e Fig. 6).

Tabela 6. Resumo das diferenças estatísticas no tamanho da trajetória fenotípica ($MD_{1,2}$) e direção ($\theta_{1,2}$) entre machos e fêmeas de Felidae, Mustelidae, Procyonidae e Phyllostomidae.

	Felidae				Mustelidae				Procyonidae				Phyllostomidae			
	Tamanho ($MD_{1,2}$)		Direção ($\theta_{1,2}$)		Tamanho ($MD_{1,2}$)		Direção ($\theta_{1,2}$)		Tamanho ($MD_{1,2}$)		Direção ($\theta_{1,2}$)		Tamanho ($MD_{1,2}$)		Direção ($\theta_{1,2}$)	
	<i>Z</i>	<i>p</i>	θ	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	θ	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	θ	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	θ	<i>p</i>
Felidae	-	-	-	-	1.683	0.082	87	0.179	0.845	0.456	70	0.572	0.160	0.918	91	0.109
Mustelidae	0.701	0.470	87	0.195	-	-	-	-	1.853	0.069	83	0.099	3.477	0.002	98	0.007
Procyonidae	0.173	0.865	94	0.083	0.576	0.557	114	0.005	-	-	-	-	2.452	0.021	82	0.162
Phyllostomidae	1.775	0.078	89	0.105	2.804	0.006	98	0.033	1.549	0.117	96	0.012	-	-	-	-

Valores da diagonal abaixo são relatados aos machos e valores da diagonal de cima são relatados para a fêmea.

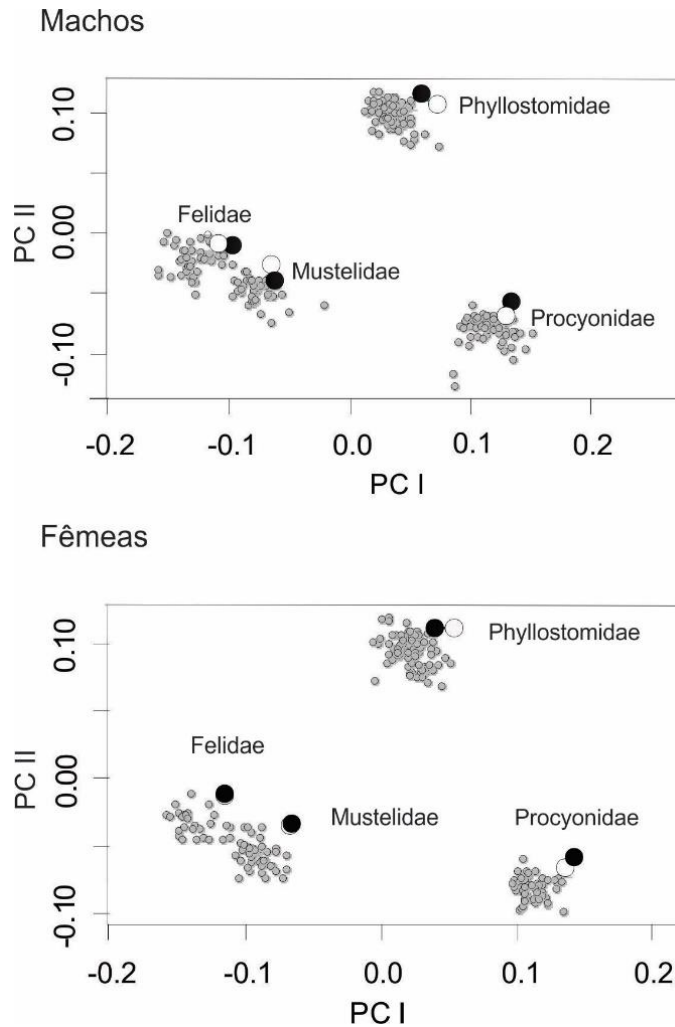


Figura 6. Gráfico do primeiro eixo dos componentes principais (PC1) versus o segundo eixo dos componentes principais (PC2) de machos e fêmeas de Mustelidae, Procyonidae, Felidae e Phyllostomidae. Círculos pretos representam biomas abertos e círculos brancos, biomas fechados.

Discussão

Nosso estudo mostra que os representantes das famílias Phyllostomidae e Procyonidae que ocorrem em bioma aberto, em geral, apresentam maiores tamanhos corporais do que aqueles ocorrem em biomas fechados, com forte influência alométrica nas estruturas cranianas. O tamanho do corpo é mantido pelo fornecimento de alimentos suficientes e que pode ser modificado de acordo com a produtividade do ambiente (Wigginton e Dobson 1999). Representantes das famílias Procyonidae, Felidae e Phyllostomidae mostraram variações na forma do crânio, com área do músculo temporal, bula timpânica e caixa craniana maiores em bioma aberto, destacando-se características contrárias em bioma fechado. O representante da família Phyllostomidae é a espécie que apresenta maior magnitude (tamanho) de modificação da forma quando passa de um ambiente para outro e tende também a exibir direção da trajetória fenotípica diferente dos demais grupos dentro do gradiente ambiental.

Machos e fêmeas dos representantes de Procyonidae e Phyllostomidae apresentaram maiores tamanhos corporais em biomas abertos. Grandes tamanhos estão fortemente relacionados com formações abertas (De Vivo e Carmignotto 2004) para táxons como primatas (Clutton-Brock e Harvey 1977), bovídeos (Kappelman et al. 1997) e ungulados (Underwood 1982). As vegetações abertas permitem que animais com maiores tamanhos corporais andem por uma área maior e assim, aumentem suas chances de encontrar alimentos (Pennycuick 1979; Garland 1983). A espécie *N. nasua* pertence ao grupo dos carnívoros (Reis et al. 2011) e são geralmente descritos como onívoros, tendo dietas composta de frutas, invertebrados e ocasionalmente alguns vertebrados (Beisiegel 2001; Alves-Costa et al. 2004; Desbiez e Borges 2010). Para o grupo dos carnívoros o tamanho e a disponibilidade de presas são fatores que influenciam fortemente os padrões de predação (Vrba 1980). Assim o bioma aberto pode ter selecionado indivíduos maiores em tamanho corporal, a fim de aumentar as chances de se encontrar alimentos e também subjugar presas, já que em biomas abertos também são encontradas presas (com maiores tamanhos corporais (De Vivo e Carmignotto 2004). Já o bioma fechado, que é estruturalmente complexo, com componentes que incluem altura e cobertura geométrica do dossel, arquitetura, tamanho, densidade aérea e biomassa das árvores, exerce algumas restrições gerais de seleção no tamanho corporal com relação à dieta e fuga de predadores (Jarman 1974; Whitmore 1982; Spies 1998). Dessa forma, a redução do tamanho do corpo em espécies que ocorrem em florestas pode estar relacionada com a dificuldade em mover-se rapidamente através de vegetação densa (Huxley 1942), o que pode ter levado a espécie de morcego *A. lituratus* a apresentar menores dimensões corporais nesse ambiente. Grandes dimensões de corpo em ambientes fechados acabam por se tornar obstáculos ao acesso a alimentos e vias de evacuação, reduzindo também a eficiência de forrageio e atrapalham o ato de se esconder, o que é mais importante do que a velocidade como estratégia antipredadora nesse tipo de habitat (Jarman 1974; Fisher et al. 2002; Caro et al. 2004). Mudanças no tamanho corporal de uma mesma espécie também podem ocorrer devido a alterações no ambiente (por exemplo, mudanças na abundância de recursos alimentares) (Geist 1987). A produtividade relativamente maior da Floresta Amazônica pode permitir que as espécies variem menos devido a maior abundância de itens alimentares e que não exigem alto desempenho biomecânico (Meloro et al 2014a). Dessa forma, o tamanho do corpo acaba respondendo a pressões adicionais, como às impostas pela estrutura da vegetação, que não favorece maiores tamanhos corporais, e a disponibilidade de recursos.

Machos dos representantes da família Procyonidae, representantes das fêmeas Felidae e machos e fêmeas dos representantes de Phyllostomidae apresentaram área do músculo temporal e bula timpânica maiores em biomas abertos. A área do músculo temporal é proximamente relacionada com os músculos da mastigação, como a área de origem do masseter, e define os limites laterais da fossa temporal onde o músculo temporal é inserido (Souto-

Lima e Millien 2014) o qual fornece a força de compressão necessária para esmagar alimentos duros (Turnbull 1970). Assim, maior área do músculo temporal indica relação com uma maior força de mordida (Christiansen e Adolfssen 2005; Christiansen 2008), o que pode ser relacionado a determinadas dietas, como por exemplo, a necessidade dos carnívoros de subjugar presas proporcionalmente maiores em biomas abertos (De Vivo e Carmignotto 2004; Christiansen 2008) ou à adaptação ao consumo de certos tipos de itens alimentares, como frutos duros, comuns em ambientes sazonais secos ou menos produtivos (Lucas et al. 1985; Souto-Lima e Millien 2014). Logo são necessários músculos de mastigação mais desenvolvidos para processar alimentos mais duros (Souto-Lima e Millien 2014) como no caso das espécies de onívoros e de frugívoros (Aguirre et al. 2002, 2003) encontrados nesses ambientes. Assim, parte da complexidade da morfologia craniana provavelmente representa uma resposta adaptativa às diferenças em estratégias de alimentação, como o consumo de frutos duros (Kalko et al. 1996; Freeman 1998; Dumont 1999; Nogueira et al. 2009). Morcegos com mordidas mais fortes, como os insetívoros e frugívoros, apresentam focinhos e mandíbulas mais curtas; palatos largos e crânios maiores e mais largos (Nogueira et al. 2009; Marchán-Rivadeneira et al. 2010). Essas características coincidem com nossos resultados sobre a forma do crânio para a espécie *A. lituratus*, os quais apresentam caixa craniana, palatos e área do arco zigomático mais largos em biomas abertos. Já foram descritas diferenças na forma do crânio de primatas que ocorrem na Floresta Amazônica, sendo estas significativamente diferentes dos espécimes de ambientes sazonais, como em áreas abertas (Meloro et al. 2014a). Assim as diferenças na forma do crânio podem ser devido a hábitos alimentares diferentes em diferentes biomas (Souto-Lima e Millien 2014). Estas três espécies apresentam bulas auditivas maiores em biomas abertos o que representa uma maior capacidade auditiva, a qual já foi descrita para carnívoros em áreas abertas (Nowell & Jackson, 1996).

Mesmo as famílias aqui estudadas não sejam proximamente relacionadas, as deformações parecem mostrar uma relação com um fator funcional, como por exemplo, a espécie *E. barbara*, os representantes da família Felidae e a espécie *A. lituratus*, que apresentam maior área do músculo temporal, focinhos mais curtos e crânios maiores, consequentemente têm forte força proporcional de mordida, sendo uma característica de carnívoros ou grupos que se alimentam de itens duros (Christiansen e Adolfssen 2005; Christiansen 2008, Nogueira et al. 2009). Já animais com focinhos mais alongados e caixa craniana mais estreita apresentam características de uma dieta generalista, que inclui o consumo de ampla gama de itens alimentares (Meloro et al. 2014a; Hendges et al. 2016), como a espécies *Nasua nasua* (Beisiegel 2001; Alves-Costa et al. 2004; Desbiez e Borges 2010). Assim, percebe-se uma forte separação entre as famílias mais especialistas (com relativamente maior força de mordida) e que comem carne ou itens duros, das mais generalistas e com algum grau de herbívora.

É evidente o papel da alometria, com tamanho explicando mais de 10% da variância na forma de crânio para as famílias aqui estudadas. Assim, a diferenciação de tamanho parece desempenhar um papel importante nas diferenças da forma. Componentes alométricos significativos já foram detectados para primatas, sendo as diferenças na forma, na maioria das vezes, influenciadas pelo tamanho (Cáceres et al. 2014; Meloro et al. 2014a,b). Sugere-se que a variação de forma alométrica difere na medida em que morfologias mais especializadas mostram uma maior porcentagem de variação explicada pelo tamanho como, por exemplo, para comportamentos biomecanicamente mais exigentes (Slater et al. 2009). Considerando as espécies aqui estudadas, para as quais já foram encontradas associação entre tamanho e forma (Suzuki et al. 2011 e Suzuki et al. 2012 - mustelídeos; Slater e Van Valkenburgh 2009 e Segura et al. 2013 - felídeos; Hayssen e Kunz 1996 e Nogueira et al. 2005 - filostomídeos), as relações alométricas podem refletir em variações morfométricas relacionadas a biomecânica da força de mordida.

A análise de trajetória fenotípica (Adams e Collyer 2009) mostrou vias independentes para mudanças evolutivas entre biomas aberto e fechado em parte dos representantes das famílias aqui estudadas. Phyllostomidae é o que passa por maiores mudanças fenotípicas ao longo de um bioma para outro, tanto machos quanto fêmeas, pois apresenta maior volume da evolução fenotípica, indicando que essa família exibe maior taxa de evolução em relação às demais, o que pode estar relacionado a grande diversificação sofrida por essa família quando comparada aos outros grupos de mamíferos (Freeman 2000). Assim, a variação na forma entre os biomas abertos e fechados ocorreu de forma diferente nos grupos, mostrando que o representante de Mustelidae e de Procyonidae, além de evoluírem em diferentes direções do representante de Phyllostomidae, também mostram maior magnitude na variação da forma do crânio ao longo dos biomas. Essa separação mostrada pelos vetores evolutivos entre o grupo de carnívoros e morcegos filostomídeos pode ser resultado, não somente da maior distância filogenética, mas da radiação adaptativa paralela sofrida pela família Phyllostomidae, que levou a uma grande diversificação morfológica (Freeman 2000; Dumont 2007). Também vale ressaltar que os 53 gêneros existentes nesta família se diversificaram para explorar uma grande variedade de estratégias tróficas que incluem dieta carnívora, frugívora, folívora, granívora, nectarívora e hematofagia (Wetterer et al. 2000; Nogueira e Peracchi 2003). Podemos citar também a capacidade de ecolocalização (Jones e Teeling 2006) e o fato de os morcegos serem os únicos mamíferos com capacidade de voo (Dumont et al. 2005; Dumont 2007). Todas essas diferenças podem explicar as diferentes direções e magnitudes na evolução da forma entre os morcegos filostomídeos e os representantes de carnívoros aqui estudados. A abordagem da trajetória foi capaz de identificar diferenças nos padrões de evolução fenotípica

entre as famílias, assim as diferenças entre os biomas criaram pressões seletivas que resultaram em divergência morfológica (Langerhans et al. 2003).

Conclusão

Percebe-se que apesar de existir uma grande diferença morfológica entre as famílias estudadas, o ambiente no qual o animal está inserido pode ser considerado como um fator de diferenciação do tamanho e da forma do crânio de algumas espécies de mamíferos sul-americanos que estão dentro e fora da Floresta Amazônica. Como já constatado para algumas espécies de mamíferos que ocorrem na África, as espécies de Procyonidae e Phyllostomidae na América do Sul apresentaram maiores tamanhos corporais em biomas abertos do que em biomas fechados. Restrições impostas pelas florestas, que são estruturalmente complexas, oferecem limite aos movimentos. Em ambientes abertos também existe a presença de maiores tamanhos de presas e a necessidade de sucesso ao subjuga-las. A forma do crânio dessas mesmas espécies e fêmeas de Felidae, apresentam maior complexidade em biomas abertos, possivelmente porque ambientes mais heterogêneos fornecem maiores condições para os indivíduos variarem morfológicamente, moldando, por exemplo, a adaptação alimentar, pois nesses ambientes são encontrados itens alimentares de fácil manipulação quando comparados aos itens alimentares encontrados em ambientes abertos e sazonais os quais são mais duros. Foi constatada a influência da alometria na forma do crânio da maioria das espécies. O representante da família Phyllostomidae foi a espécie que mais se diferenciou na transição entre bioma aberto e fechado, o que pode estar relacionado a grande diversificação sofrida por essa família quando comparada ao grupo dos carnívoros, ou devido seus hábitos bem diferenciados como a capacidade de voo e ecolocalização.

Agradecimentos. Agradecemos aos curadores e funcionários do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN / FZB) (M.M. de A. Jardim), Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP) (C.S. Fontana), Museu Nacional (MNRJ) (J.A de Oliveira e S.M Vaz), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) (M. De Vivo e J.G Barros), Museu Paraense Emílio Goeldi (M. P. Aguiar e J. S. Silva Jr.) e o Museu Argentino de Ciências Naturais Bernardino Rivadavia (MACN) (D. A. Flores e S. Lucero) pela autorização e apoio ao acesso dos espécimes. Agradecemos também a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior) pela bolsa de estudos de Renata F. Machado, Luíza Z. Magnus e Carla D. Hendges. Nilton Cáceres é pesquisador na área de Ecologia pela Agência Nacional de Pesquisas Científicas (CNPq) no Brasil.

Referências

- Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2007). Analysis of character divergence along environmental gradients and other covariates. *Evolution*, *61*(3), 510–515.
- Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2009). A general framework for the analysis of phenotypic trajectories in evolutionary studies. *Evolution*, *63*(5), 1143–1154.
- Adams, D. C., & Otarola-Castillo, E. (2013). Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(4), 393–399.
- Aguirre, L. F., Herrel, A., Van Damme, R., & Matthysen, E. (2002). Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savanna bat community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *269*(1497), 1271–1278.
- Aguirre, L. F., Herrel, A., Van Damme, R., & Mathysen, E. (2003). The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, *17*(2), 201–212.
- Alves-Costa, C. P., Da Fonseca, G. A., & Christófaro, C. (2004). Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, *85*(3), 478–482.
- Ashton, K. G. (2004). Sensitivity of Intraspecific Latitudinal Clines of Body Size for Tetrapods to Sampling, Latitude and Body Size. *Integrative and Comparative Biology*, *44*(6), 403–412.
- Beisiegel, B. M. (2001). Notes on the coati, *Nasua nasua* (Carnivora: Procyonidae) in an Atlantic forest area. *Brazilian Journal of Biology*, *61*(4), 689–692.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, *5*(4), 165–174.
- Bookstein, F. L. (1989). “Size and shape”: a comment on semantics. *Systematic Biology*, *38*(2), 173–180.
- Boyce, M. S. (1978). Climatic variability and body size variation in the muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. *Oecologia*, *36*(1), 1–19.
- Bro-Jorgensen, J. (2008). Dense habitats selecting for small body size: a comparative study on bovids. *Oikos*, *117*(5), 729–737.
- Bubadué, J. M., Cáceres, N., Carvalho, R. S., & Meloro, C. (2016). Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary biology*, *43*(2), 145–159.
- Cáceres, N., Meloro, C., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., et al. (2014). Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, *41*(3), 501–512.
- Cardini, A., & Elton, S. (2009). Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to ‘morph’monkeys. *Global Ecology and Biogeography*, *18*(2), 248–263.
- Cardini, A., Dunn, J., O'Higgins, P., & Elton, S. (2013). Clines in Africa: does size vary in the same way among widespread sub-Saharan monkeys? *Journal of Biogeography*, *40*(2), 370–381.
- Caro, T. M., Graham, C. M., Stoner, C. J., & Vargas, J. K. (2004). Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal behaviour*, *67*(2), 205–228.
- Cartelle, C. (1999). Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In J. F. Eisenberg and K. H. Redford (Eds.), *Mammals of the Neotropics, the Central Neotropics*, vol.3, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil (pp. 27–46). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, *36*(3), 499–516.
- Cheverud, J. M. (1995). Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *American Naturalist*, *145*(1), 63–89.
- Chiou, K. L., Pozzi, L., Lynch Alfaro, J. W., & Di Fiore, A. (2011). Pleistocene diversification of living squirrel monkeys (*Saimiri* spp.) inferred from complete mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *59*(3), 736–745.
- Christiansen, P., & Adolphsen, J. S. (2005). Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology*, *266*(2), 133–151.
- Christiansen, P. (2008). Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). *PLoS One*, *3*(7), e2807.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organisation. *Journal of Zoology*, *183*, 1–39.

- Coutinho, L. M. (1978). O conceito de Cerrado. (The concept of Cerrado). *Brazilian Journal of Botany*, 1(1), 17-23.
- Cristoffer, C., & Perez, C. A. (2003). Elephants versus butterflies: the ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *Journal of Biogeography*, 30(9), 1357–1380.
- Cushman, J. H., Lawton, J. H., & Manly, B. F. J. (1993). Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, 95(1), 30–37.
- Da Silva, J. M. C., & Bates, J. M. (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot The Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. *BioScience*, 52(3), 225–234.
- De Vivo, M., & Carmignotto, A. P. (2004). Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal Biogeography*, 31(6), 943–957.
- Dennis, S. R., Carter, M. J., Hentley, W. T., & Beckerman, A. P. (2010). Phenotypic convergence along a gradient of predation risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20101989.
- Desbiez, A. L. J., & Borges, P. A. L. (2010). Density, habitat selection and observations of South American Coati *Nasua nasua* in the central region of the Brazilian Pantanal wetland. *Small Carnivore Conservation*, 42, 14-18.
- Dumont, E. R. (1999). The effect of food hardness on feeding behaviour in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal of Zoology*, 248(2), 219–229.
- Dumont, E. R., Piccirillo, J., & Grosse, I. R. (2005). Finite- element analysis of biting behavior and bone stress in the facial skeletons of bats. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 283(2), 319-330.
- Dumont, E. R. (2007). Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1), 137–146.
- Dumont, M., Wall, C. E., Botton- Divet, L., Goswami, A., Peigné, S., & Fabre, A. C. (2016). Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(4), 858-878.
- Fisher, D. O., Blomberg, S. P., & Owens, I. P. F. (2002). Convergent maternal care strategies in ungulates and macropods. *Evolution*, 56(1), 167-176.
- Freeman, P. W. (1998). Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. In T. H. Kunz and P. A. Racey (Eds.), *Bat biology and conservation* (pp. 140–156). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Freeman, P. W. (2000). Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*, 2(3), 317-333.
- Garland, T. (1983). The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. *Journal of Zoology*, 199(2), 157-170.
- Geist, V. (1987). On speciation in Ice Age mammals, with special reference to cervids and caprids. *Canadian Journal of Zoology*, 65(5), 1067-1084.
- Gittleman, J. L. (1986). Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *The American Naturalist*, 127(6), 744-771.
- Haffer, J. (1967). Some allopatric species pairs of birds in north-western Colombia. *The Auk*, 84(3), 343-365.
- Haltenorth, T., & Diller, H. (1977). *Säugetiere Afrikas und Madagaskars*. BLV Verlagsgesellschaft. In: De Vivo, M., Carmignotto, A. P. (2004). Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal Biogeography*, 31(6), 943–957.
- Harmon, L. J., Schulte, J. A., Larson, A., & Losos, J. B. (2003). Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. *Science*, 301(5635), 961– 964.
- Haysen, V., & Kunz T. H. (1996). Allometry of litter mass in bats: maternal size, wing morphology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 77(2), 476-490.
- Hendges, C. D., Bubadué, J. M., & Cáceres, N. C. (2016). Environment and space as drivers of variation in skull shape in two widely distributed South- American Tayassuidae, *Pecari tajacu* and *Tayassu pecari* (Mammalia: Cetartiodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(4), 785-798.
- Hoffmann, A. A., Sgro, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485.

- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., et al. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330(6006), 927–931.
- Huxley, J. S. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. London: Allen & Unwin Huxley Evolution, *The Modern Synthesis*.
- Jarman, P. J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48(1), 215–256.
- Jones, G., & Teeling, E. C. (2006). The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 149–156.
- Kalko, E. K. V., Herre, E. A., & Handley, C. O. (1996). Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *Journal of Biogeography*, 23(4), 565–576.
- Kappelman, J., Plummer, T., Bishop, L., Duncan, A., & Appleton, S. (1997). Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa. *Journal of Human Evolution*, 32(2), 229–256.
- Kaufmann, J. H. (1962). Ecology and the social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panama. University of California Publications in Zoology, 60: 95–222. 1983. *Nasua narica* (pizote, coati). *Costa Rican natural history* (D. H. Janzen, Ed.). University of Chicago Press, Chicago, 478–480.
- Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews*, 73(1), 79–123.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357.
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K., & Dewitt, T. J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 689–698.
- Lindstedt, S. L., & Boyce, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American Naturalist*, 125(6), 873–878.
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, & A., Wilson. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography*, 39(2), 272–288.
- Lucas, R. W., Corlett, R. T., & Luke, D. A. (1985). Plio-Pleistocene hominid diets: an approach combining masticatory and ecological analysis. *Journal of Human Evolution*, 14(2), 187–202.
- MacFadden, B. J. & Shockey, B. J. (1997). Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology*, 23(1), 77–100.
- Machado, F. D. A., & Hingst-Zaher, E. (2009). Investigating South American biogeographic history using patterns of skull shape variation on *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1) 77–84.
- Marchán-Rivadeneira, M. R., Phillips, C. J., Strauss, R. E., Guerrero, J. A., Mancina, C. A., & Baker, R. J. (2010). Cranial differentiation of fruit-eating bats (genus *Artibeus*) based on size-standardized data. *Acta Chiropterologica*, 12(1), 143–154.
- Marroig, G. (2007). When size makes a difference: allometry, life history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 20.
- McLennan, D. A., & Brooks, D. R. (1993). The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds: a commentary. *The American Naturalist*, 141(5), 790–795.
- McNab, B. K. (1979). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52(5), 845–854.
- Meiri, S., Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2007). What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 788–794.
- Meloro, C., & O'Higgins, P. (2011). Ecological adaptations of mandibular form in fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(3), 185–200.
- Meloro, C., Cáceres, N., Carotenuto, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., Passaro, F., et al. (2014a). In and out the Amazonia: evolutionary ecomorphology in howler and capuchin monkeys. *Evolutionary Biology*, 41(1), 38–51.
- Meloro, C., Cáceres, N., Carotenuto, F., Passaro, F., Sponchiado, J., Melo, G. L., et al. (2014b). Ecogeographical variation in skull morphometry of howler monkeys (Primates: Atelidae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 253(4), 345–359.

- Meserve, P. L., Lang, B. K., & Patterson, B. D. (1988). Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy*, 69(4), 721-730.
- Mori, S. A., Boom, B. M., & Prance, G. T. (1981). Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia*, 33(2), 233-245.
- Nogueira, M. R., & Peracchi A. L. (2003). Fig-seed predation by two species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy*, 84(1), 225-233.
- Nogueira, M. R., Monteiro, L. R., Peracchi, A. L., & de Araújo, A. F. (2005). Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 266(4), 355-364.
- Nogueira, M. R., Peracchi A. L., & Monteiro, L. R. (2009). Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. *Functional Ecology*, 23(4), 715-723.
- Nowell, K., Jackson P. (1996). *Wild cats*. Gland: IUCN – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bio Science*, 51(11), 933-938.
- Pagel, M. (1994). Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 255(1342), 37-45.
- Pennycuik, C. J. (1979). Energy costs of locomotion and the concept of "foraging radius". In A. R. E. Sinclair, M. Norton-Griffiths (Eds.), *Serengeti: dynamics of an ecosystem* (pp 164-184). Chicago Univ Press, Chicago.
- Pérez-Barbería, F. J., & Gordon, I. J. (1999). The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia*, 118(2), 157-165.
- Peters, H. R. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raia, P., Carotenuto, F., Passaro, F., Piras, P., Fulgione, D., Werdelin, et al. (2013). Rapid action in the Palaeogene, the relationship between phenotypic and taxonomic diversification in Cenozoic mammals. *Proceedings of the Royal Society London B*, 280(1750), 20122244.
- Rancy, A. (1999). Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene environment. In J. F. Eisenberg and K. H. Redford (Eds.) *Mammals of the neotropics, the Central Neotropics*, vol. 3, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil (pp. 20-26). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A., & Lima, I. P. 2011. *Mamíferos do Brasil*. 2nd ed. Londrina: Universidade Estadual de Londrina.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1), 40-59.
- Rohlf, F. J. (2011). tpsRegr, Version 1.38. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (2015). The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 26(1), 9-12.
- Rundell, R. J., & Price, T. D. (2009). Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and non-ecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7), 394-399.
- Santana, S. E., Strait, S., & Dumont, E. R. (2011). The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. *Functional Ecology*, 25(4), 839-847.
- Santana, S. E., Grosse, I. R., & Dumont, E. R. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, 66(8), 2587-2598.
- Segura, V., Prevosti, F., & Cassini, G. (2013). Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 169(1), 235-250.
- Slater, G. J., & Van Valkenburgh, B. (2009). Allometry and performance: the evolution of skull form and function in felids. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(11), 2278-2287.

- Slater, G., Dumont, E. R., & Van Valkenburgh, B. (2009). Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology*, 278(3), 181–188.
- Souto-Lima, R. B., & Millien, V. (2014). The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia, Arvicolinae) in Quebec and western Labrador. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(1), 204–218.
- Spies, T. A. (1998). Forest Structure: A key to the ecosystem. In J. A. Trofymow and A. MacKinnon (Eds.), *Proceedings of a workshop on Structure, Process, and Diversity in Successional Forests of Coastal British Columbia* (pp. 34–39). Victoria, British Columbia. Northwest Science.
- Suzuki, S., Abe, M., & Motokawa, M. (2011). Allometric comparison of skulls from two closely related weasels, *Mustela itatsi* and *M. sibirica*. *Zoological Science*, 28(9), 676–688.
- Suzuki, S., Abe, M., & Motokawa, M. (2012). Integrative study on static skull variation in the Japanese weasel (Carnivora: Mustelidae). *Journal of Zoology*, 288(1), 57–65.
- Travouillon, K. J., & Legendre, S. (2009). Using cenograms to investigate gaps in mammalian body mass distributions in Australian mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272(1), 69–84.
- Turnbull, W. D. (1970). Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana Geology*, 18, 147–356.
- Underwood, R. (1982). Vigilance behaviour in grazing ungulates. *Behaviour*, 79(2), 81–107.
- Vrba, E. S. (1980). The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. In A. K. Behrensmeyer and A. P. Hill (Eds.) *Fossils in the making* (pp. 247–271). University of Chicago Press, Chicago.
- Webb, S. D. (1977). A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 355–380.
- Wetterer, A. L., Rockman, M. V., & Simmons, N. B. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia, Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248, 1–200.
- Whitmore, T. C. (1982). On pattern and process in forests. In E. I. Newman (Ed.), *The plant community as a working mechanism*, (45–59) Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Wigginton, J. D., & Dobson, F. S. (1999). Environmental influences on geographic variation in body size of western bobcats. *Canadian Journal of Zoology*, 77(5), 802–813.
- Zelditch M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. USA: Elsevier.

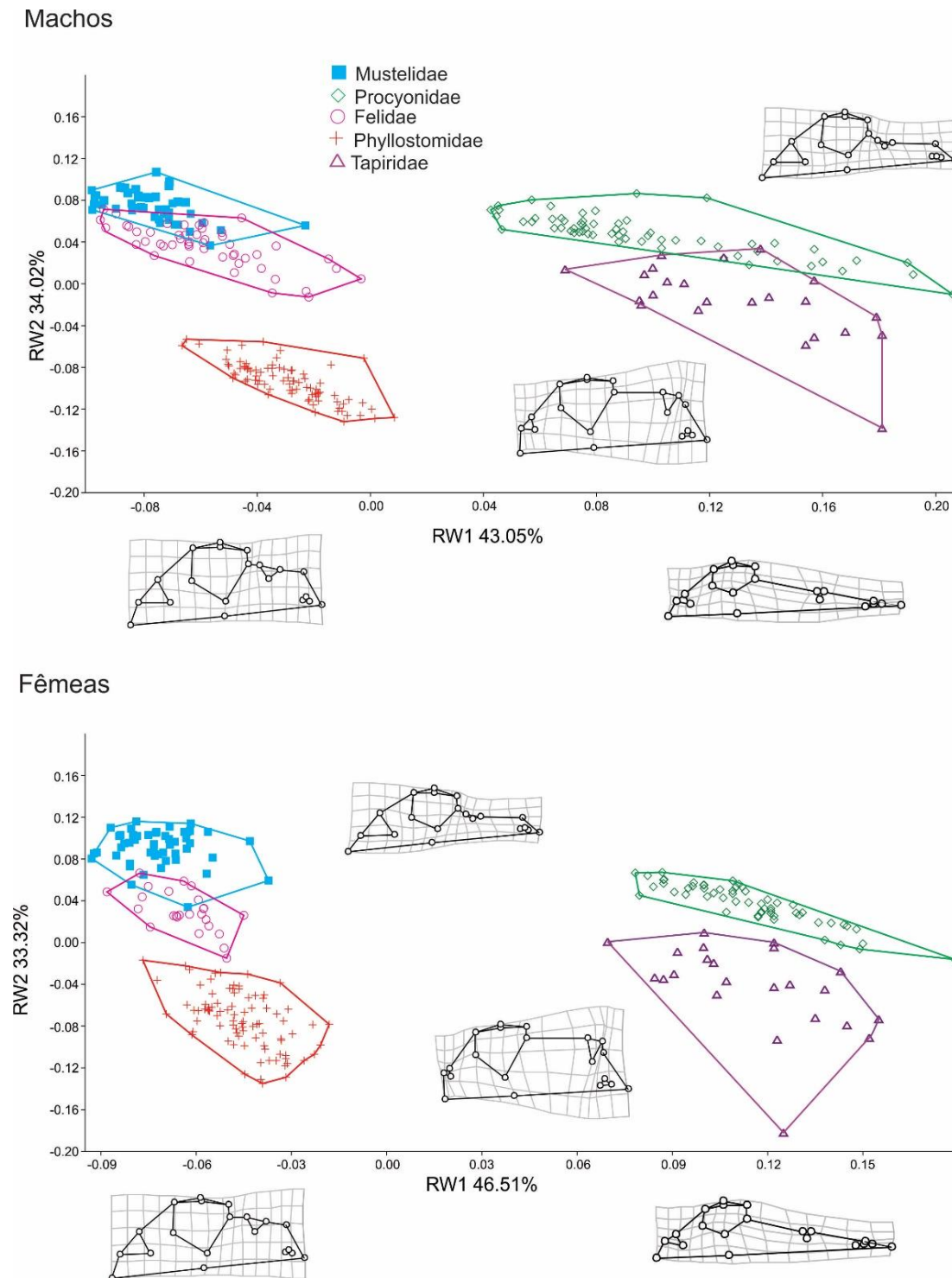
Material Suplementar

Figura S1. Eixos de deformações relativas da forma (Relative Warps - RW) de RW1 contra RW2 para machos e fêmeas para dados “livre de tamanho”. Grades mostram separação das famílias e deformações relativas da forma do crânio nos extremos positivos e negativos dos eixos.

Figura S2. Grades de deformações para a variação da forma do crânio “livre de tamanho” de machos e fêmeas em relação aos biomas. (A) Mustelidae, (B) Procyonidae, (C) Felidae (D) Phyllostomidae e (E) Tapiridae.

Figura S3. Gráfico do primeiro eixo dos componentes principais (PC1) versus o segundo eixo dos componentes principais (PC2) de machos e fêmeas de Mustelidae, Procyonidae, Felidae e Phyllostomidae para dados “livre de tamanho”. Círculos pretos representam bioma fechado e círculos brancos, bioma aberto.

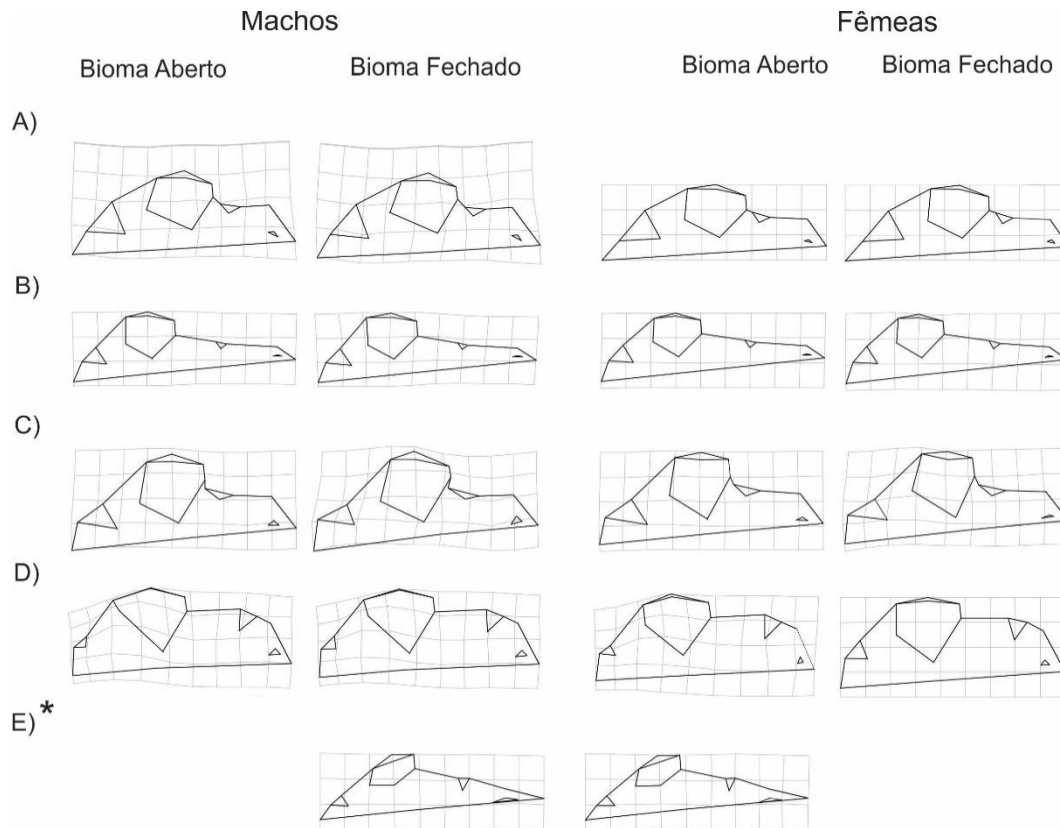
Figura S1:



Para a amostra total de machos e fêmeas, os primeiros cinco e quatro eixos das deformações relativas da forma (Relative Warps - RW) explicaram cumulativamente 95% da variância total, respectivamente. Plotando o primeiro e o segundo RW tanto de machos (53.54% e 29.08%) quanto de fêmeas (53.23% e 32.53%) percebe-se que houve uma segregação entre as famílias, com o primeiro eixo separando Mustelidae, Felidae, Procyonidae e

Tapiridae da família Phyllostomidae. O eixo 2 apresentou sobreposição entre as famílias Felidae e Mustelidae, para machos e fêmeas; e entre as famílias Procyonidae e Tapiridae, somente para machos. De forma geral, para machos e fêmeas, o extremo negativo do RW1 está relacionado com área do músculo temporal maior e mais robustas, terceiros molares maiores, focinho curto, bula timpânica maior e caixa craniana larga, ao passo que o oposto é visto no extremo positivo deste eixo. O RW2 separou as famílias seguindo as separações de RW1, descrevendo as mudanças de forma no extremo negativo, relacionadas a um crânio com área do músculo temporal maior e robusto, terceiros molares maiores, focinho curto, bula timpânica menor e caixa craniana larga. O extremo positivo de RW2 apresentou características opostas (Fig. S1). Assim, percebemos que análises “livres de tamanho” seguiram padrões similares às análises com efeito do tamanho.

Figura S2:

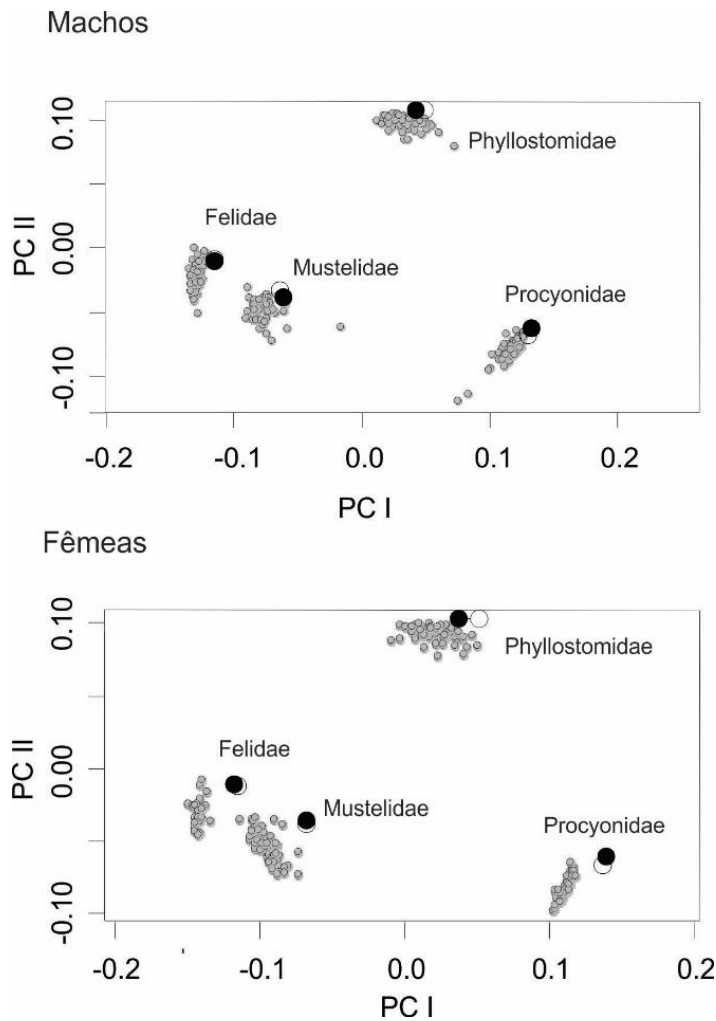


* Amostra total de Tapiridae incluindo indivíduos machos, fêmeas e indeterminados.

Machos de Mustelidae apresentam resultados significativos para a forma “livre de tamanho”. Em biomas abertos, machos dessa família apresentaram maior área do músculo temporal, quando comparados aos machos que ocorrem em bioma fechado. Encontramos diferenças significativas para forma do crânio de machos e fêmeas do representante de Procyonidae que ocorrem em bioma fechado (Tabela S5, Fig. S2B), porém para fêmeas, essa variação na forma do crânio não se manteve após controlar a latitude (Tabela S6) ao passo que para machos, sim. Em biomas abertos, machos dessa família apresentaram variações muito sutis em todas as estruturas, com maior área do músculo temporal, maior bula timpânica, focinho levemente mais alongado, caixa craniana levemente mais robusta e terceiro pré-molar maior quando comparados aos machos que ocorrem em bioma fechado. Fêmeas dos representantes de Felidae também apresentaram mudanças significativas na forma do crânio entre os biomas, com maior área do músculo temporal e bula timpânica em relação às fêmeas que ocorrem em biomas fechados (Tabela S5, Fig. S2C). Machos e fêmeas do representante da família Phyllostomidae também apresentaram variação significativa na forma do crânio entre os biomas (Tabela S5, Fig. SD), mesmo após controlar a latitude (Tabela S6). Machos do representante de Phyllostomidae que ocorrem em biomas abertos apresentam projeção da borda interna para a borda externa do arco zigomático expandida, área do músculo temporal, bula timpânica e caixa

craniana maiores em relação aos machos que ocorrem em bioma fechado. Fêmeas do representante de Phyllostomidae apresentaram maior área do músculo temporal e maior bula timpânica em bioma aberto, sendo o oposto visto em bioma fechado (Fig. S2C). Assim, as análises “livres de tamanho” seguiram padrões similares às análises com efeito do tamanho com exceção dos machos de Mustelidae que passaram a apresentar resultados significativos para a forma “livre de tamanho” e para o representante da família Tapiridade que não apresentou resultados significativos (Tabelas S5).

Figura S3:



Para os dados livres de tamanho, machos de Phyllostomidae apresentaram maior volume de modificações na forma em relação aos machos das famílias Felidae, Mustelidae e Procyonidae. Machos e fêmeas da família Phyllostomidae também apresentaram direção da trajetória fenotípica diferente das demais famílias quando passam de um bioma para o outro. Entre machos e fêmeas de Procyonidae e Mustelidae e fêmeas de Procyonidae e Mustelidae também foram encontrados resultados significativos somente para a direção da modificação. Entre Mustelidae e Felidae os resultados foram significativos apenas para tamanho; para Mustelidae e Procyonidae, houve resultados significativos para tamanho e direção (Tabela S7 e Fig. S3).

Tabela S1. Lista dos 485 espécimes pertencentes às espécies *Eira barbara*, *Nasua nasua*, *Leopardus pardalis*, *Puma concolor*, *Tapirus terrestris* e *Artibeus lituratus* utilizados para análises morfométricas, com dados sobre espécies, sexo (F, fêmea, M, macho ou Indeterminado), número de registro no museu e coordenadas geográficas.

Espécies	Famílias	Nº de registro	Sexo	Latitude S	Longitude W
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 12989	Macho	-17.58	-59.99
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 12992	Fêmea	-18.15	-61.73
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 20458	Macho	-25.59	-54.57
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 21373	Macho	-25.59	-54.57
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 25800	Macho	-26.93	-54.43
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 47202	Macho	-24.78	-65.41
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MACN 5092	Fêmea	-14.74	-63.08
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 10990	Macho	-14.79	-39.04
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 29977	Fêmea	-21.76	-42.53
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 29976	Fêmea	-8.96	-57.21
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 4906	Fêmea	-15.85	-48.95
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 4907	Fêmea	-16.32	-48.95
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 5512	Fêmea	-21.82	-42.72
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 5959	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 6085	Macho	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 6088	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 6089	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 68357	Macho	-24.31	-50.61
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 68358	Fêmea	-24.31	-50.61
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 68625	Fêmea	-1.18	-68.80
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 75096	Macho	-7.14	-48.60
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MNRJ 7611	Fêmea	-21.76	-42.53
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 10013	Fêmea	-1.76	-55.86
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 10014	Macho	-1.76	-55.86
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 10473	Fêmea	-1.76	-55.86
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 134	Macho	-1.88	-49.34
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 1523	Macho	-15.89	-52.26
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 1843	Macho	-4.53	-71.62
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 20184	Macho	-3.18	-52.20
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 276	Fêmea	-2.05	-60.40
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 331	Macho	-0.11	-51.28
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5622	Macho	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5625	Macho	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5628	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5629	Macho	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5630	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 5632	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 6517	Fêmea	-3.84	-51.83
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 7900	Fêmea	-1.15	-47.56
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 836	Macho	-7.63	-72.65
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MPEG 837	Fêmea	-7.63	-72.65

<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 10143	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 10144	Macho	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 10145	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 1161	Fêmea	-24.05	-49.32
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 1162	Fêmea	-24.05	-49.32
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 1163	Fêmea	-24.05	-49.32
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 1807	Macho	-23.43	-45.08
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19797	Fêmea	-0.54	-69.44
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19798	Macho	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19799	Fêmea	-3.09	-55.12
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19800	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19801	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19802	Fêmea	-3.12	-58.15
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19803	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19804	Macho	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19807	Macho	-3.12	-58.15
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19809	Fêmea	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19810	Macho	-3.82	-55.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19817	Fêmea	-23.55	-46.63
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 19845	Fêmea	-3.18	-55.18
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2237	Macho	-19.54	-40.62
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2468	Macho	-24.60	-51.24
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2469	Fêmea	-24.60	-51.24
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2653	Macho	-10.45	-40.18
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2726	Fêmea	-17.78	-40.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2727	Macho	-17.85	-42.50
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2728	Macho	-17.85	-42.50
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2848	Macho	-22.31	-49.05
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2924	Fêmea	-20.53	-47.40
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2972	Macho	-20.33	-47.79
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2974	Macho	-20.33	-47.79
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2975	Macho	-20.33	-47.79
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 2976	Macho	-20.33	-47.79
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 3184	Macho	-28.28	-53.50
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 3375	Macho	-19.00	-57.65
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 3672	Fêmea	-1.9.00	-55.52
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 3760	Macho	-21.77	-50.46
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 4242	Fêmea	-13.50	-46.43
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 4243	Fêmea	-13.63	-50.48
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 4294	Macho	-21.23	-57.13
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 488	Macho	-22.31	-49.05
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5140	Fêmea	-7.32	-70.33
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5187	Macho	-3.18	-55.18
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5188	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5189	Macho	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5191	Macho	-0.54	-69.44

<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5192	Fêmea	-0.54	-69.44
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5194	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5195	Fêmea	-2.48	-57.05
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5275	Macho	-3.18	-55.18
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 5933	Fêmea	-18.47	-42.30
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 6316	Macho	-15.60	-56.09
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 6584	Macho	-23.00	-44.31
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 6811	Fêmea	-22.19	-48.78
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 7699	Fêmea	-22.00	-47.89
<i>Eira barbara</i>	Mustelidae	MZUSP 837	Macho	-20.53	-47.40
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 75084	Macho	-7.16	-48.52
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 33219	Macho	-26.93	-54.43
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 4521	Macho	-22.29	-57.94
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 47186	Fêmea	-24.78	-65.41
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 47209	Macho	-25.59	-54.57
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 49415	Macho	-26.95	-54.31
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 49462	Fêmea	-26.95	-54.31
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5071	Fêmea	-18.13	-63.49
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5072	Macho	-18.13	-63.49
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5074	Macho	-18.13	-63.49
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5078	Macho	-18.13	-63.49
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5079	Macho	-18.13	-63.49
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5143	Fêmea	-26.95	-54.31
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5158	Macho	-25.59	-54.57
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MACN 5215	Macho	-26.93	-54.43
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 11605	Fêmea	-2.45	-54.70
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 23876	Macho	-20.72	-46.61
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 23879	Macho	-20.72	-46.61
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 23881	Macho	-20.34	-46.85
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 23882	Fêmea	-20.34	-46.85
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 24786	Macho	-21.46	-47.01
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 24798	Fêmea	-23.21	-44.72
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 3062	Fêmea	-1.88	-48.76
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 3065	Fêmea	-14.42	-54.05
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 3081	Macho	-2.61	-43.45
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 32392	Macho	-23.21	-44.72
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 4886	Fêmea	-16.32	-48.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 4892	Fêmea	-16.32	-48.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 4905	Macho	-16.32	-48.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 4912	Macho	-16.32	-48.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5506	Macho	-14.39	-49.27
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5633	Macho	-3.13	-55.04
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5709	Macho	-19.93	-40.59
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5723	Fêmea	-19.93	-40.59
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5727	Macho	-19.93	-40.59
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 5925	Macho	-2.98	-58.48

<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 6033	Macho	-3.33	-57.90
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 6034	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 6067	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 6087	Fêmea	-3.33	-57.90
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 7263	Fêmea	-22.36	-42.93
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 7627	Fêmea	-21.76	-42.53
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 7658	Macho	-23.21	-44.72
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 8482	Macho	-22.45	-42.98
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MNRJ 8504	Macho	-10.55	-53.75
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 10033	Fêmea	-2.45	-54.70
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 10226	Fêmea	-2.45	-54.70
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 10936	Macho	-8.17	-49.44
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 1207	Macho	-0.80	-51.13
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 1531	Fêmea	-2.77	-55.09
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 1846	Macho	-4.53	-71.62
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 20178	Fêmea	-3.18	-52.23
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 20205	Macho	-2.63	-54.94
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 26384	Fêmea	-8.76	-63.89
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 26420	Macho	-0.69	-49.69
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5511	Macho	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5512	Macho	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5516	Macho	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5536	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5540	Macho	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 58	Macho	-0.69	-49.69
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 77	Fêmea	-0.69	-49.69
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 87	Macho	-0.69	-49.69
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 3354	Macho	-0.90	-52.00
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5530	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5532	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 5589	Fêmea	-1.90	-55.52
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MPEG 6533	Macho	-2.62	-62.27
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 10429	Macho	-23.55	-46.63
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 10430	Macho	-24.51	-48.67
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1078	Macho	-20.53	-47.40
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1674	Macho	-26.30	-48.84
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1688	Fêmea	-26.30	-48.84
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1860	Fêmea	-23.43	-45.08
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1925	Macho	-20.64	-51.50
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 1926	Fêmea	-20.64	-51.50
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 19767	Fêmea	-24.51	-47.72
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 19772	Fêmea	-23.55	-46.63
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 19787	Fêmea	-13.63	-50.48
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2459	Macho	-24.60	-51.24
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2460	Fêmea	-24.78	-50.01
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2461	Fêmea	-24.60	-51.24

<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2576	Macho	-2.61	-43.45
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2650	Fêmea	-10.45	-40.18
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2722	Fêmea	-17.85	-41.50
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2723	Macho	-17.85	-41.50
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2827	Fêmea	-21.45	-49.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2828	Fêmea	-21.45	-49.95
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 28542	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2854	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 285	Macho	-24.67	-48.96
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2889	Fêmea	-2.61	-43.45
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2923	Fêmea	-20.53	-47.40
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2979	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 2980	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3072	Macho	-17.34	-44.92
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3106	Fêmea	-17.34	-44.92
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3107	Macho	-17.34	-44.92
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3149	Macho	-2.61	-43.45
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3783	Macho	-20.23	-56.37
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 3929	Fêmea	-16.36	-49.50
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 4226	Fêmea	-13.50	-46.43
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 4227	Fêmea	-13.63	-50.48
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 4232	Macho	-13.63	-50.48
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 4241	Macho	-13.63	-50.48
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 4295	Macho	-21.23	-57.13
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6002	Fêmea	-23.02	-44.68
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6203	Fêmea	-20.63	-40.75
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6267	Fêmea	-22.66	-50.41
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6310	Macho	-15.60	-56.09
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6311	Macho	-15.60	-56.09
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 6312	Fêmea	-15.60	-56.09
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 7125	Macho	-26.30	-48.84
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 7126	Macho	-26.30	-48.84
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 7800	Fêmea	-10.78	-65.33
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 791	Fêmea	-20.53	-47.40
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 793	Fêmea	-20.53	-47.40
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 8211	Macho	-22.78	-48.13
<i>Nasua nasua</i>	Procyonidae	MZUSP 8898	Fêmea	-22.78	-48.13
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 13058	Fêmea	-26.93	-54.46
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 13464	Macho	-28.24	-59.45
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 20451	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 24894	Macho	-26.81	-55.01
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 24911	Fêmea	-26.81	-55.01
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 25770	Macho	-26.93	-54.46
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 49343	Macho	-26.95	-54.31
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 50100	Macho	-18.55	-60.80
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 50101	Macho	-16.74	-62.47

<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 50540	Macho	-26.95	-54.31
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 51132	Fêmea	-26.95	-54.76
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MACN 5173	Macho	-25.59	-54.57
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MCN/FZB-RS 381	Fêmea	-29.44	-50.57
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MCN/FZB-RS 427	Fêmea	-28.64	-53.60
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MCN/FZB-RS 553	Macho	-29.44	-50.57
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MNRJ 4812	Macho	-16.32	-48.95
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5609	Macho	-2.10	-56.48
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5610	Macho	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5634	Macho	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5635	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5636	Macho	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5637	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5638	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5639	Macho	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MPEG 5640	Fêmea	-2.50	-54.30
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 13673	Fêmea	-20.23	-56.37
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 1805	Fêmea	-23.43	-45.08
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 1936	Macho	-20.64	-51.50
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 20427	Fêmea	-10.87	-61.93
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2465	Macho	-23.63	-52.96
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2467	Fêmea	-24.82	-51.92
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2643	Macho	-10.45	-40.18
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2733	Macho	-17.86	-41.50
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2839	Fêmea	-21.45	-49.95
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2913	Macho	-20.53	-47.40
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2914	Macho	-20.53	-47.40
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2962	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2963	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2964	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2966	Macho	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2967	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 2968	Fêmea	-20.33	-47.79
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 3069	Macho	-17.34	-44.92
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 3070	Fêmea	-17.73	-44.31
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 3113	Macho	-17.34	-44.92
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 4239	Macho	-13.63	-50.48
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 5553	Macho	-1.90	-55.52
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 9012	Macho	-21.99	-48.39
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 9422	Macho	-22.78	-48.13
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 9423	Fêmea	-22.78	-48.13
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 9615	Macho	-22.78	-48.13
<i>Leopardus pardalis</i>	Felidae	MZUSP 9684	Macho	-2.70	-61.22
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 13457	Macho	-32.89	-68.85
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 13458	Macho	-32.88	-68.84
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 13460	Macho	-33.30	-66.33

<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 13462	Fêmea	-27.49	-66.95
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 20629	Macho	-38.95	-68.05
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 3157	Macho	-0.38	-78.28
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 3844	Macho	-22.66	-66.23
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 48345	Macho	-26.17	-54.36
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MACN 5359	Macho	-27.49	-66.95
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MPEG 5593	Macho	-2.49	-54.30
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MPEG 5594	Macho	-2.49	-54.30
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MPEG 5601	Macho	-2.49	-54.30
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MPEG 5668	Macho	-2.49	-54.30
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MPEG 6511	Macho	-5.38	-49.13
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 11470	Macho	-1.80	-66.59
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 2687	Macho	-22.73	-48.57
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 32286	Macho	-20.17	-48.68
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 3334	Macho	-15.24	-51.65
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 3801	Macho	-21.22	-50.85
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 8878	Macho	-22.78	-48.13
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 9418	Macho	-22.78	-48.13
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 9637	Fêmea	-22.78	-48.13
<i>Puma concolor</i>	Felidae	MZUSP 9811	Fêmea	-21.99	-48.39
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 1011	Fêmea	-3.19	-52.21
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 1641	Macho	-0.55	-50.12
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 28627	Indeterminado	-0.90	-52.00
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 41074	Indeterminado	-2.45	-54.70
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 5717	Macho	-3.01	-54.46
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MPEG 967	Macho	-0.55	-50.12
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MACN 1025	Indeterminado	-26.93	-54.43
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MACN 50559	Macho	-26.93	-54.43
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MNRJ 69130	Indeterminado	-3.41	-65.85
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MNRJ 69982	Macho	-14.17	-59.69
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MNRJ 70698	Indeterminado	-2.67	-62.03
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MNRJ 865	Fêmea	-16.02	-59.01
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 106	Indeterminado	-31.36	-51.98
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 10715	Indeterminado	-1.18	-56.67
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 20034	Indeterminado	-22.19	-48.78
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 3628	Indeterminado	-22.41	-47.56
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 3727	Fêmea	-11.75	-53.62
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 3728	Macho	-23.55	-50.09
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 6135	Indeterminado	-17.79	-50.91
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 6575	Indeterminado	-22.62	-53.05
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 7005	Macho	-12.59	-52.20
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 7006	Fêmea	-15.28	-59.05
<i>Tapirus terrestris</i>	Tapiridae	MZUSP 7007	Macho	-15.28	-59.05
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16888	Macho	-23.44	-58.44
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16890	Macho	-27.46	-55.74
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16891	Macho	-27.46	-55.74

<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16941	Macho	-9.19	-75.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16947	Fêmea	-9.19	-75.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16954	Macho	-9.19	-75.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 16966	Fêmea	-9.19	-75.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17979	Fêmea	-27.36	-55.90
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17980	Macho	-26.97	-54.49
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17982	Macho	-27.36	-55.90
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17987	Fêmea	-27.36	-55.90
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17988	Fêmea	-27.36	-55.90
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17989	Macho	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17990	Macho	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17993	Macho	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17994	Macho	-27.36	-55.90
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 17996	Fêmea	-26.84	-57.10
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18411	Macho	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18412	Macho	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18413	Macho	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18414	Macho	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18415	Macho	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18416	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18417	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18418	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18420	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 18421	Fêmea	-25.59	-54.57
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 22415	Macho	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 22436	Macho	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 22438	Fêmea	-26.93	-54.43
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 50195	Macho	-17.34	-63.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 50197	Fêmea	-17.34	-63.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 50199	Fêmea	-17.34	-63.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 50202	Fêmea	-17.34	-63.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MACN 50208	Fêmea	-17.34	-63.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2414	Fêmea	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2438	Macho	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2442	Fêmea	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2446	Macho	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2447	Macho	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2449	Macho	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2451	Fêmea	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2470	Macho	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2472	Fêmea	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 2473	Fêmea	-27.24	-53.88
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 417	Fêmea	-29.33	-49.72
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MCN/FZB-RS 418	Fêmea	-29.33	-49.72
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MNRJ 72084	Macho	-23.00	-44.31
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MNRJ 72105	Fêmea	-23.00	-44.31

<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MNRJ 72108	Fêmea	-23.00	-44.31
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19719	Macho	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19825	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19826	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19827	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19829	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19831	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19832	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19833	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19836	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19838	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19839	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19840	Macho	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19841	Fêmea	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19842	Macho	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19843	Fêmea	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19844	Macho	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19845	Macho	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 19853	Fêmea	-2.01	-54.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 23941	Macho	-1.21	-48.53
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 23942	Macho	-1.21	-48.53
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 23945	Macho	-1.21	-48.53
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 23950	Macho	-1.21	-48.53
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 29432	Macho	-3.19	-52.21
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 884	Fêmea	-1.47	-48.48
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 9131	Fêmea	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 9132	Macho	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MPEG 9133	Fêmea	-2.01	-54.01
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 1491	Fêmea	-22.90	-43.19
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 17653	Fêmea	-1.47	-48.48
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 17654	Fêmea	-1.47	-48.48
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 17659	Macho	-22.73	-47.64
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 17661	Macho	-20.94	-48.47
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 182	Fêmea	-22.60	-45.18
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 20146	Macho	-9.20	-62.91
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 20148	Fêmea	-9.20	-62.91
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 20150	Macho	-9.20	-62.91
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21000	Macho	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21001	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21002	Macho	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21003	Macho	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21005	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21006	Macho	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21009	Macho	-24.51	-47.84
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21010	Fêmea	-24.50	-47.84
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21012	Fêmea	-24.70	-47.55

<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21013	Macho	-23.80	-46.05
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21014	Macho	-24.71	-47.87
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21017	Macho	-25.01	-47.93
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21019	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21020	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 21088	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 22662	Fêmea	-2.64	-52.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 22663	Fêmea	-2.64	-52.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 22665	Fêmea	-2.64	-52.00
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 24974	Fêmea	-24.70	-47.55
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 26880	Fêmea	-24.38	-48.16
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 26884	Macho	-24.38	-48.16
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 26885	Fêmea	-24.38	-48.16
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 26887	Macho	-24.38	-48.16
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27720	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27834	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27835	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27840	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27843	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27846	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27847	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27848	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27852	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27853	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27854	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27865	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27866	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27868	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27869	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27870	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27871	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27873	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27874	Macho	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27877	Fêmea	-24.65	-48.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27982	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27983	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27985	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27992	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27993	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 27994	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28032	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28033	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28047	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28048	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28049	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28051	Fêmea	-25.13	-47.96

<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28056	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28088	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28092	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28120	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28123	Fêmea	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28148	Macho	-25.13	-47.96
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28555	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28587	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28585	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28586	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28612	Macho	-22.29	-53.26
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28614	Fêmea	-22.29	-53.26
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28658	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28659	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28660	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28661	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28662	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28663	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28664	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28665	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28666	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28667	Fêmea	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28707	Fêmea	-22.29	-53.26
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28708	Macho	-22.29	-53.26
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 28797	Macho	-21.25	-52.03
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 3527	Fêmea	-20.36	-42.37
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 3528	Fêmea	-20.36	-42.37
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MZUSP 4430	Macho	-2.80	-55.08
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MNRJ 23021	Fêmea	-22.96	-43.39
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	MNRJ 23023	Macho	-22.96	-43.39

Tabela S2. Resultados da regressão entre o tamanho do crânio (lnCS) e a latitude para machos e fêmeas para verificar se a espécie segue a regra de Bergmann.

	F	R ₂	<i>p</i>
Males			
Mustelidae	0.994	-0.00012	0.324
Procyonidae	16.79	0.20	<0.001
Felidae	0.582	-0.008	0.448
Tapiridae	0.853	-0.02	0.391
Phyllostomidae	22.11	0.20	<0.001
Females			
Mustelidae	1.933	0.01	0.170
Procyonidae	45.04	0.44	<0.001
Felidae	2.526	0.05	0.125
Tapiridae	1.322	0.09	0.369
Phyllostomidae	48.02	0.35	<0.001
Amostra Total			
Tapiridae	5.988	0.18	0.090

Tabela S3. Resultados do ANCOVA para a variação do tamanho do crânio (lnCS) de machos e fêmeas entre os biomas (aberto e fechado), controlando a latitude para as espécies que seguem a regra de Bergman.

	F	R ₂ adjust.	<i>p</i>
Machos			
Procyonidade	8.302	0.19	< 0.001
Phyllostomidae	10.920	0.19	< 0.001
Fêmeas			
Procyonidade	22.90	0.43	< 0.001
Phyllostomidae	24.20	0.35	< 0.001

Tabela S4. Resultados do MANCOVA para a variação da forma do crânio (eixos de deformações relativas da forma ou Relative Warps - RW) de machos e fêmeas em relação aos biomas controlando a latitude para as espécies que seguiram a Regra de Bergmann.

	F	R _{2adj.}	<i>p</i>
Machos			
Procyonidade	F _{2,59} = 3.381	0.19	0.040
Phyllostomidae	F _{2,81} = 3.652	0.19	0.030
Fêmeas			
Procyonidade	F _{2,54} = 1.963	0.43	0.150
Phyllostomidae	F _{2,84} = 4.537	0.35	0.013

Tabela S5. Resultados do MANOVA para variação na forma do crânio (eixos de deformações relativas da forma ou Relative Warps - RW) “livre de tamanho” para machos e fêmeas entre os biomas (abertos e fechados).

	Pillai's traice	F	<i>p</i>
Machos			
Mustelidae	0.549	$F_{16,30} = 2.291$	0.024
Procyonidade	0.433	$F_{13,48} = 2.349$	0.010
Felidae	0.360	$F_{16,33} = 1.646$	0.346
Phyllostomidae	0.606	$F_{21,62} = 4.864$	<0.001
Fêmeas			
Mustelidae	0.268	$F_{17,32} = 0.691$	0.787
Procyonidade	0.710	$F_{17,39} = 6.133$	<0.001
Felidae	0.734	$F_{12,12} = 2.766$	0.040
Phyllostomidae	0.498	$F_{20,66} = 3.075$	<0.001
Amostra total			
Tapiridae	0.597	$F_{9,13} = 2.141$	0.103

Tabela S6. Resultados do MANCOVA para variação da forma do crânio (eixos de deformações relativas da forma ou Relative Warps - RW) “livre de tamanho” para machos e fêmeas em relação aos biomas controlando a latitude para as espécies que seguiram a Regra de Bergmann.

	F	R _{2adj.}	<i>p</i>
Machos			
Procyonidade	4.402	0.10	0.016
Phyllostomidae	3.345	0.05	0.040
Fêmeas			
Procyonidade	0.174	-0.03	0.840
Phyllostomidae	9.184	0.15	<0.001

Tabela S7. Resumo das diferenças estatísticas “livre de tamanho” no tamanho da trajetória fenotípica ($MD_{1,2}$) e direção ($\theta_{1,2}$) entre machos e fêmeas de Felidae, Mustelidae, Phyllostomidae e Procyonidae.

	Felidae				Mustelidae				Procyonidae				Phyllostomidae			
	Tamanho($MD_{1,2}$)		Direção($\theta_{1,2}$)		Tamanho($MD_{1,2}$)		Direção($\theta_{1,2}$)		Tamanho($MD_{1,2}$)		Direção($\theta_{1,2}$)		Tamanho($MD_{1,2}$)		Direção($\theta_{1,2}$)	
	Z	P	θ	p	Z	p	θ	p	Z	p	θ	p	Z	p	θ	p
Felidae	-	-	-	-	1.818	0.052	85	0.105	0.939	0.378	71	0.413	0.131	0.926	83	0.131
Mustelidae	0.459	0.652	83	0.193	-	-	-	-	1.862	0.057	80	0.040	3.621	0.001	86	0.010
Procyonidae	2.678	0.009	75	0.329	2.769	0.004	97	0.011	-	-	-	-	1.690	0.085	87	0.009
Phyllostomidae	0.225	0.822	93	0.071	0.238	0.818	115	0.001	3.088	0.003	93	0.030	-	-	-	-

Valores da diagonal abaixo são relatados aos machos e valores da diagonal de cima são relatados para a fêmea.

4 ARTIGO 2:

Variação ecogeográfica no tamanho e na forma de três espécies de felídeos sul-americanos (Mammalia, Carnivora)

RENATA FIGUEIRA MACHADO^{1,2}, LUÍZA ZUCHETTO MAGNUS¹ e NILTON CARLOS CÁCERES^{1,2*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil.

² Departamento de Ecologia e Evolução, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil.

* Corresponding author.

E-mail address: niltoncaceres@gmail.com

A localização geográfica e o clima são sugeridos como principais fatores que influenciam as variações no tamanho e forma do corpo de carnívoros. Analisamos a variação craniana do tamanho e forma de três espécies de felídeos sul-americanos, *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor* de acordo com fatores alométricos, geográficos e climáticos, verificando variações ecogeográficas. Houve influência alométrica para todas as espécies. Em relação ao espaço, o tamanho apresenta variação mais expressiva do que a forma, já para o clima, tanto a forma quanto o tamanho apresentaram variação significativa. A alometria do crânio de felídeos reflete relação com a necessidade de aumentar a força de mordida para ter acesso a presas maiores, com variações relacionadas à biomecânica da força de mordida. A relação mais expressiva do tamanho com o espaço era esperada, devido o tamanho ser mais adaptável e suscetível á variações do que a forma e espécies com larga distribuição geográfica podem apresentar diferenças no tamanho associada a suas dietas e distribuição das presas. Maiores felídeos ocorrem em áreas mais secas e a necessidade dos carnívoros de subjugar presas maiores, comuns em ambientes sazonais e secos levou as espécies a terem focinhos mais curtos, crânios maiores e maior área do músculo temporal, indicando relação com maior força de mordida.

PALAVRAS-CHAVE: Ecogeografia – Felidae – *Leopardus pardalis* –Morfometria geométrica – *Panthera onca* – *Puma concolor*.

² Artigo elaborado de acordo com as normas da revista Biological Journal of the Linnean Society

INTRODUÇÃO

Numerosos estudos de variação morfológica têm sido realizados em mamíferos, e muitos desses estudos abordam a relação entre os padrões de variação e regras ecogeográficas (Gay & Best, 1996). Fatores abióticos tais como a localização geográfica e o clima têm sido sugeridos como uma das principais causas que influenciam as variações no tamanho e na forma do corpo de carnívoros (Gittleman, 1985; Bubadué *et al.*, 2016a). Estudos recentes sobre variação ecogeográfica mostram que variáveis como a temperatura, a precipitação e a umidade influenciam o tamanho e a forma do corpo, além de indicarem a existência de um gradiente latitudinal para diversos grupos de mamíferos como macacos, porcos e cachorros (e.g. Cardini, Jansson & Elton, 2007; Cardini *et al.*, 2013; Cáceres *et al.*, 2014; Meloro *et al.*, 2014a; Bubadué *et al.*, 2016a; Hendges, Bubadué & Cáceres 2016;). Por outro lado, a evolução neutra, como por exemplo, a deriva genética, pode ser a responsável pelas variações morfológicas observadas em crânios de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2004).

A família Felidae é composta por predadores especializados de topo de cadeia alimentar e são encontrados em quase todo o globo (Bekoff, Daniels & Gittleman, 1984; Nowak, 1999; Sunquist & Sunquist, 2009). Existem 38 espécies conhecidas nesta família (Nowak, 1999; Wozencraft, 2005) que são divididas em múltiplas linhagens (Collier & O'Brien, 1985; O'Brien, 1986). Felídeos apresentam características e funções cranianas morfológicamente homogêneas (Goswami, 2006; Sunquist & Sunquist, 2009; Sicuro, 2011). Assim, compartilham uma série de adaptações morfológicas associadas a uma dieta estritamente carnívora, como uma face curta, órbitas orientadas anteriormente, fossa temporal e caninos grandes, carnassiais especializados e pós-caninos não-carnassiais reduzidos (Kitchener, 1991; Sicuro, 2011). As adaptações dos felídeos, como por exemplo, seu especializado hábito predatório, associadas à sua recente origem evolucionária e relativamente rápida especiação, podem explicar em parte esse conservadorismo morfológico (Sunquist & Sunquist, 2002; Johnson *et al.*, 2006; Segura, Prevosti & Cassini, 2013).

Pressões seletivas estabelecidas pela geografia sobre o tamanho e a forma do crânio têm sido descritas para carnívoros, como por exemplo, os canídeos (Martinez *et al.*, 2013) e também para outros grupos de mamíferos, como macacos (Cardini, Jansson & Elton, 2007; Cardini & Elton, 2009; Elton, Dunn & Cardini, 2010; Meloro *et al.*, 2014b) e roedores (Fornel, Cordeiro-Estrela & De Freitas, 2010). Porém a geografia parece exercer maior influência sobre o tamanho do que sobre a forma, pelo fato de o tamanho ser mais plástico e adaptativo (Cardini & Elton, 2009; Cardini, Jansson & Elton, 2007). Para macacos do velho mundo as variações de forma, ajustadas ao tamanho e ao sexo, foram explicadas pela distância geográfica de cada espécime,

revelando um cline na morfologia craniana, com a maior separação entre populações do norte e do sul (Frost *et al.*, 2003). Por outro lado, existe a alometria, que tem sido descrita como responsável por uma forte influência na forma de indivíduos adultos (Klingenberg, 1998). Componentes alométricos significativos já foram detectados para carnívoros adultos (Suzuki, Abe & Motokawa, 2011; Suzuki, Abe & Motokawa, 2012) incluindo os membros da família Felidae (Slater & Van Valkenburgh, 2009; Segura, Prevosti & Cassini, 2013) e relacionados a comportamentos biomecanicamente mais exigentes (Slater, Dumont & Van Valkenburg, 2009). Assim alometria pode ser descrita como um dos fatores importantes que influenciam a diferenciação morfológica (Cáceres *et al.*, 2014; Meloro *et al.*, 2014a,b).

É sabido que alguns felinos podem variar de tamanho ao longo de suas distribuições devido a características do habitat e a sazonalidade (Gittleman, 1985; Gay & Best, 1996). Coeficientes de variação como a precipitação, a umidade absoluta e a produtividade primária podem fornecer estimativas da sazonalidade (Boyce, 1978). Um exemplo disso é que a precipitação possivelmente age na produtividade do habitat (Popp, 1983; Dunbar, 1990) a qual diminui, por exemplo, em áreas sazonais tropicais na estação seca (Kicklighter *et al.*, 1999). Dessa forma, a sazonalidade juntamente com as variáveis climáticas, têm sido apontadas como fatores que fazem com que a disponibilidade de alimentos se torne limitada em determinados períodos no ambiente, o que por sua vez pode influenciar a variação das estruturas dos animais como, por exemplo, o aumento do tamanho corporal (Boyce, 1978; Buzzard, 2006; Cardini, Jansson & Elton, 2007). O aumento do tamanho corporal aumentaria as chances de sobrevivência dos indivíduos durante períodos de escassez de recursos (Lindsey, 1966). A sazonalidade também influencia a disponibilidade de presas, que são mais abundantes no verão e no outono, após a primavera e estações de reprodução (Ashmole, 1963; Ricklefs, 1980). Por outro lado, sabe-se que felídeos podem variar de tamanho ao longo de suas distribuições devido ao tamanho e disponibilidade de suas presas (Iriarte *et al.*, 1990). Pumas, por exemplo, tendem a serem maiores nos extremos de sua distribuição, como por exemplo, em áreas temperadas da América do Norte, onde predam espécies de grande porte como cervos, e na Patagônia, Sul do Chile, onde predam guanacos (Iriarte *et al.*, 1990). Isso está relacionado com a Regra de Bergman, pois se sabe que dentro da faixa de distribuição de uma espécie, os indivíduos localizados em maiores latitudes e conseqüentemente, em climas mais frios, tendem a ser maiores do que congêneres de climas mais quentes (Ray, 1960; Ashton, Tracy & de Queiroz, 2000; Meiri & Dayan, 2003). Correlações ecomorfológicas entre o tamanho corporal e a ecologia alimentar é

bem conhecida para felinos e também para outros grupos de carnívoros (Kiltie, 1984; Dayan & Simberloff, 1998; Donadio & Buskirk, 2006; Christiansen & Wroe, 2007).

Variações no tamanho corporal permitem que espécies semelhantes de carnívoros, como por exemplo, *Panthera onca* e *Puma concolor* sobreponham suas áreas de vida e coexistam (Rosenzweig, 1966; Schaller & Crawshaw, 1980). McNab (1971) demonstrou que espécimes de *P. concolor* geralmente apresentam menores tamanhos corporais em áreas onde ocorrem em simpatria com *P. onca* e aumentam em tamanho corporal fora das áreas de distribuição de *P. onca*. Em grande parte do sudoeste do Brasil, *P. concolor* e *P. onca* são simpátricos, com machos de *P. concolor* apresentando massa corporal semelhante à de fêmeas pequenas de *P. onca* (Schaller & Crawshaw, 1980). Schaller & Crawshaw (1980) também observaram que as duas espécies predavam em grande parte a mesma espécie, mas evitavam sobrepor a área de vida. Em Belize um macho de *P. concolor* sobrepôs a área de vida com machos de *P. onca*, onde parecia estar se alimentando de presas menores (Rabinowitz & Nottingham, 1986). Dessa forma, a presença de *P. onca* pode ser importante na determinação do tamanho corporal e da partição de recursos de *P. concolor* em áreas onde ambos são simpátricos. Embora o deslocamento de caractere tenha sido encontrado repetidamente em carnívoros que são potenciais concorrentes (e.g Seidensticker, 1976; Bertram, 1982; Dayan *et al.*, 1990; Dayan & Simberloff, 2005; Bubadué *et al.*, 2016b), ainda são necessários maiores estudos para saber como essas espécies de felídeos competem e como ocorre o deslocamento de caractere entre elas, porém a diferenciação de tamanho pode ser interpretada como um mecanismo de partição de nicho que eventualmente permitiu que essas espécies preenchessem diferentes exigências ecológicas (Bubadué *et al.*, 2016a).

O objetivo deste estudo é examinar a diferenciação nas características morfométricas nos crânios de três espécies de felídeos sul-americanos: *Panthera onca* (Linnaeus 1758), *Leopardus pardalis* (Linnaeus 1758) e *Puma concolor* (Linnaeus 1771). Analisamos a variação craniana do tamanho e forma das três espécies de Felídeos de acordo com fatores alométricos, geográficos e climáticos, verificando variações ecogeográficas dessas espécies. Mais especificamente, analisamos se os fatores geográficos (espaciais) e ambientais influenciam a variação no tamanho e na forma crânio dessas espécies. Esperamos que o espaço exerça maior influência do que o ambiente sobre a variação do tamanho do que sobre a forma das espécies aqui estudadas, já que o tamanho apresenta maior plasticidade e adaptação. Para o ambiente, esperamos que ele dirija a certa parte da variação do tamanho e da forma das espécies, pois ambientes sazonais têm sido descritos como fatores que selecionam maiores tamanhos corporais e influenciam variações na forma. Também pretendemos analisar se o fator

alométrico influencia as diferenças de forma das espécies, esperando forte influencia alométrica nos indivíduos adultos devido às restrições biomecânicas mastigatórias.

MATERIAL E MÉTODOS

COLETA DE DADOS

Nossa amostra total inclui fotos da vista ventral de 124 espécimes de adultos pertencentes às espécies *L. pardalis*, *P. concolor* e *P. onca* (Tabela 1, ver também material suplementar Tabela S1). As coordenadas geográficas para cada localidade foram obtidas nos dados da coleção ou extraídas no Google Earth usando o nome da localidade onde o espécime foi coletado como referência as ecorregiões foram classificadas de acordo com Olson *et al.* (2001) (Fig. 1). As fotos foram tiradas com uma câmera fotográfica digital (Nikon P520), utilizando um protocolo padrão a uma distância fixa de 2 metros, para evitar uma possível deformação da imagem devido à variação da distância focal.

Tabela 1. Número de indivíduos machos, fêmeas e indeterminados das três espécies de felídeos da América do Sul utilizadas nesse estudo.

Espécies	Machos	Fêmeas	Indeterminados	Total
<i>Panthera onca</i>	16	3	11	30
<i>Leopardus pardalis</i>	30	22	7	59
<i>Puma concolor</i>	19	3	13	35
Total	65	28	31	124

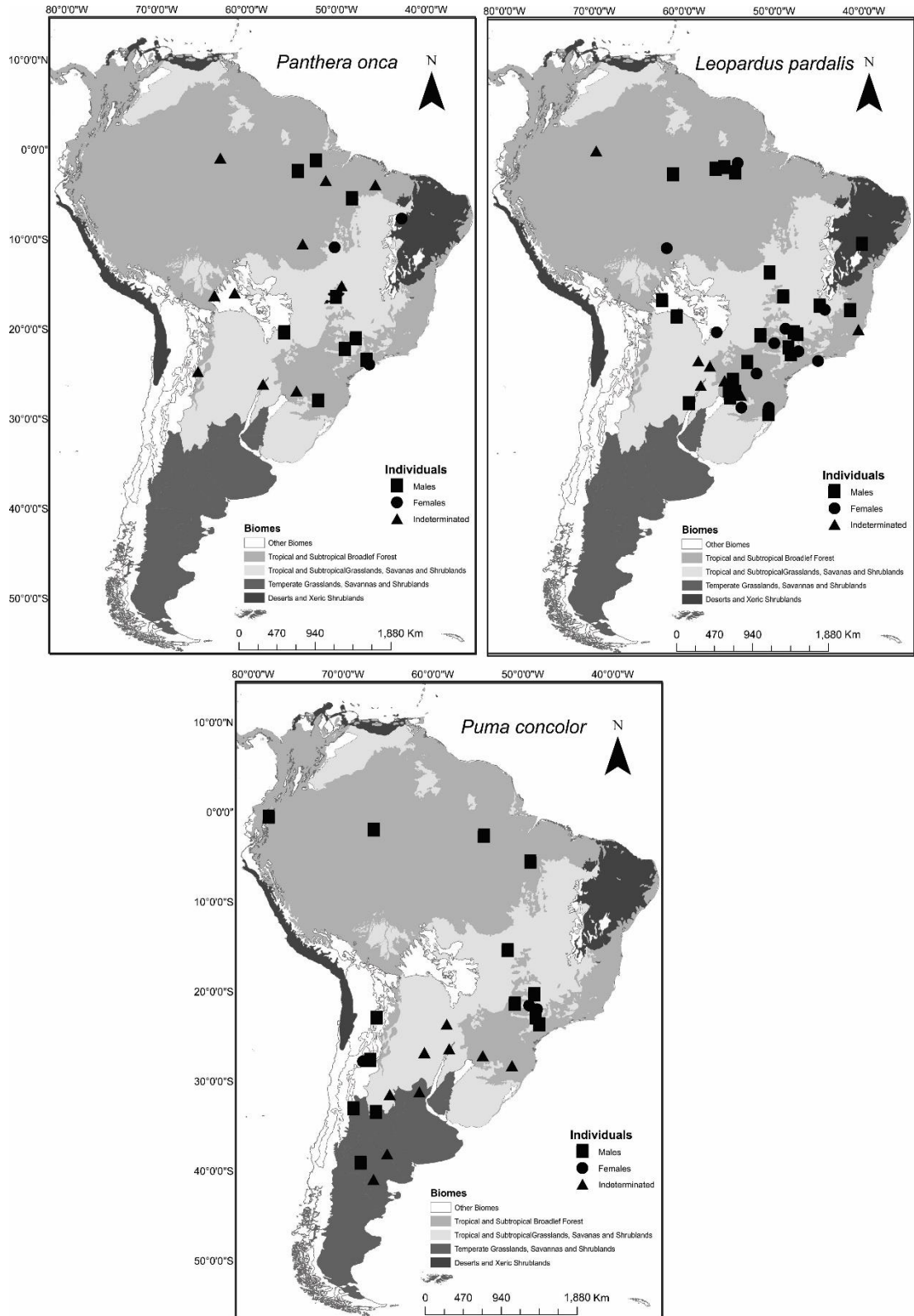


Figura 1. Distribuição geográfica das amostras de crânios de *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor* da América do Sul. A classificação das ecorregiões segue Olson et al. (2001).

Foram digitalizados dezoito marcros homólogos bidimensionais sobre as fotos, por um único observador (R.F.M.), a fim de evitar o erro inter-observador, utilizando o software tpsDig2 v. 2.16 (Rohlf, 2015). A configuração dos marcros descreve a forma do crânio compartilhada pelas três espécies: comprimento e a largura total do crânio, a largura e a posição do focinho e do palato, área do músculo temporal (arco zigomático), área da bula timpânica, a posição e o tamanho do canino e a posição e o tamanho do terceiro pré-molar (carnassial) (Fig. 2).

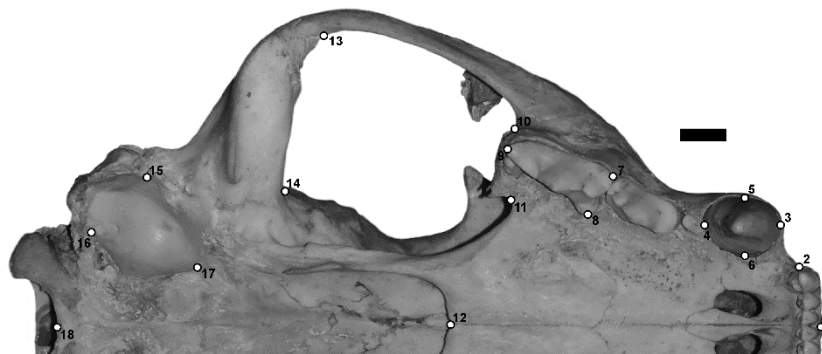


Figura 2. Posição dos 18 marcros homólogos em um crânio de *Puma concolor* representando marcros utilizados nas espécies *Panthera onca* e *Leopardus pardalis*. Definições de referência: 1 = ponto médio dos incisivos centrais; 2 = ponto póstero-lateral do último incisivo; 3 = extremidade anterior do canino; 4 = borda posterior do canino; 5 = borda póstero-lateral do canino; 6 = borda anterolateral do canino; 7 = borda antero-lateral do terceiro pré-molar; 8 = borda póstero-lateral do terceiro pré-molar; 9 = borda posterior do terceiro pré-molar; 10 = extremidade anterior da curvatura do arco zigomático; 11 = extremidade posterior da curvatura do arco zigomático; 12 = ponto posterior da sutura entre os palatos; 13 = ponto póstero-lateral da curvatura do processo zigomático; 14 = ponto póstero-medial da curvatura do processo zigomático; 15 = extremidade lateral da bula auditiva; 16 = extremidade posterior da bula auditiva; 17 = extremidade antero-medial da bula auditiva; 18 = extremidade anterior do forame magno.

Após a digitalização dos marcros anatômicos realizamos uma Análise de Procrustes Generalizada (GPA, Rohlf & Slice, 1990; Adams, Rohlf & Slice, 2004) para remover as diferenças de escala, posição e orientação das coordenadas a partir dos marcros originais. Este procedimento gerou um novo conjunto de coordenadas, as coordenadas procrustes (variáveis da forma do crânio). Realizamos uma análise de componentes principais (PCA) utilizando a matriz de covariância das coordenadas procrustes para obter novos eixos independentes, reduzindo a dimensionalidade do conjunto de dados (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). Extraímos o tamanho do crânio diretamente como tamanho do centróide (Bookstein, 1989), que foi transformado em log (lnCS) para garantir os pressupostos dos testes paramétricos, e para

ser usado em análises subsequentes. Assim, os eixos dos componentes principais ("Relative Warps" - RW) determinarão a forma do crânio, e o tamanho do centroide em logaritmo natural (lnCS), o tamanho do crânio. Nós usamos o Software tpsRelw versão 1.49 para calcular a GPA e a RWA (Rohlf, 2015).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

DIMORFISMO SEXUAL

Realizamos análises de ANOVA two-way e MANOVA two-way incluindo sexo como fator para detectar a existência de dimorfismo sexual no tamanho e na forma de cada espécie.

TAMANHO E FORMA DO CRÂNIO

Realizamos análises de variância ANOVA one-way e MANOVA one-way para testar as diferenças no tamanho (lnCS) e na forma do crânio respectivamente, entre as espécies. Eixos de RW que explicaram 95% de variância foram incluídos como variáveis dependentes nos modelos MANOVA (Meloro & O'Higgins, 2011) e utilizados em todas as análises subsequentes para a forma do crânio. Realizamos as análises no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015). Devido ao baixo número de amostras para fêmeas de *P. onca* (N = 3) e fêmeas de *P. concolor* (N = 3), não realizamos análises de variância para tamanho e forma e nem as análises que seguem subsequentemente para esses conjuntos de dados.

ALOMETRIA

Analisamos a influência da alometria na forma do crânio por meio de análises multivariadas de regressão do tamanho (lnCS) (variável independente) com as coordenadas procrustes (variáveis de forma) (variáveis dependentes). Nós utilizamos o software MorphoJ (Klingenberg, 2011) para realizar essas análises.

RELAÇÃO DO TAMANHO E DA FORMA DO CRÂNIO COM O ESPAÇO GEOGRÁFICO

Aplicamos a análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (Principal Coordinates of Neighbour Matrices - PCNM) (Dray, Legendre & Peres-Neto, 2006; Borcard, Gillet & Legendre, 2011) para criar variáveis independentes que representam a disposição espacial (geografia) dos espécimes. Para cada espécime nós obtivemos as variáveis de PCNM aplicando a função `forward.sel` do pacote `packfor` do programa R (Dray, Legendre & Blanchet, 2007) a qual seleciona os filtros espaciais que são significativamente correlacionados com a variação do tamanho do crânio (Borcard, Gillet & Legendre, 2011). Logo, fizemos regressões

multivariadas primeiramente entre o tamanho do crânio e as PCNM selecionadas para cada espécie; e posteriormente entre forma do crânio e as PCMN no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

VARIAÇÃO ECOGEOGRÁFICA NO TAMANHO E NA FORMA DO CRÂNIO

Testamos primeiramente a relação entre a variável tamanho (lnCS) contra a latitude e posteriormente entre a variável forma e a latitude, usando regressões simples (tamanho) e multivariadas (forma) para as três espécies juntas e para cada espécie separadamente, no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

Extraímos um total de 22 variáveis ambientais para a localidade de cada espécime coletado. Retiramos dezenove variáveis bioclimáticas com 2.5 arc minutos a partir do banco de dados do Worldclim. Essas variáveis são: temperatura média anual (1); intervalo médio da temperatura diurna (2); isoterminia (3); sazonalidade da temperatura (4); temperatura máxima e mínima dos meses mais quentes e mais frios (5 e 6); intervalo anual da temperatura (7); temperatura média dos quartis mais úmidos, secos, mais quentes e mais frios (8–11); precipitação anual (12); precipitação dos meses mais úmidos e secos (13 e 14); sazonalidade da precipitação (15) e precipitação dos quartis mais úmidos, secos, mais quentes e mais frios (16–19). As outras três variáveis que compreendem a umidade média anual relativa, a produtividade primária líquida e a evapotranspiração, nós retiramos do Atlas da Biosfera usando DIVA-GIS 7.5 software (Hijmans *et al.*, 2005).

Testamos a relação entre o tamanho (lnCS) e as variáveis ambientais para cada amostra de dados através de regressões multivariadas. Usando a função `forward.selection`, pacote `packfor` no ambiente R, versão 3.2.5 (Dray, Legendre & Blanchet, 2007), selecionamos as variáveis ambientais significativas e que melhor explicam a variação no tamanho do crânio e que foram posteriormente incluídas na análise de regressão. Fizemos a análise para cada espécie separadamente no ambiente R, versão 3.2.5 (R Development Core Team 2015).

Para os dados de forma, fizemos a análise de PLS (Two block Partial Least Squares) para testar a correlação entre a forma e as variáveis ambientais. A PLS é uma análise utilizada para testar a associação entre dois blocos de variáveis: o bloco de variáveis de forma (coordenadas procrustes) e o bloco de variáveis ambientais. Fizemos a análise para cada espécie separadamente utilizando o software `tpsPLS` 1.18 (Rohlf, 2015).

RESULTADOS

DIMORFISMO SEXUAL

As análises de ANOVA two-way e MANOVA two-way mostraram ausência de interação entre as espécies e sexo tanto para tamanho ($F = 1.321$; d.f.1 = 2; d.f.2 = 87; $p = 0.272$) quanto para a forma do crânio (Pillai's trace = 0.390; $F_{32,146} = 1.106$; $p = 0.334$). Porém, devido ao fato da existência de dimorfismo sexual para as três espécies de felídeos aqui estudada ser bem conhecida e descrita na literatura (Oliveira & Cassaro, 2005; Canevari & Vaccaro, 2007; Jedrzejewski *et al.*, 2011) e também devido ao baixo número de amostras para fêmeas de *P. onca* ($N = 3$) e fêmeas de *P. concolor* ($N = 3$) que pode ter tendenciado a análise, além da amostra total das espécies, que inclui machos, fêmeas e indivíduos indeterminados, também realizamos as análises para a amostra total de machos e para amostra de machos de cada uma das três espécies em separado e também para fêmeas de *L. pardalis*. Para *P. onca* e *P. concolor* não foi possível fazer análises para fêmeas devido ao baixo número amostral. Foi realizada uma análise de variância com posterior teste de tukey para comparar a média do tamanho do crânio entre machos, fêmeas e indivíduos de sexo indeterminado para a espécie *P. onca*. Os resultados mostraram que o tamanho do crânio de machos e indivíduos indeterminados não diferem (Fig. 3). Logo isso comprova que os indivíduos indeterminados e machos podem ser analisados juntamente.

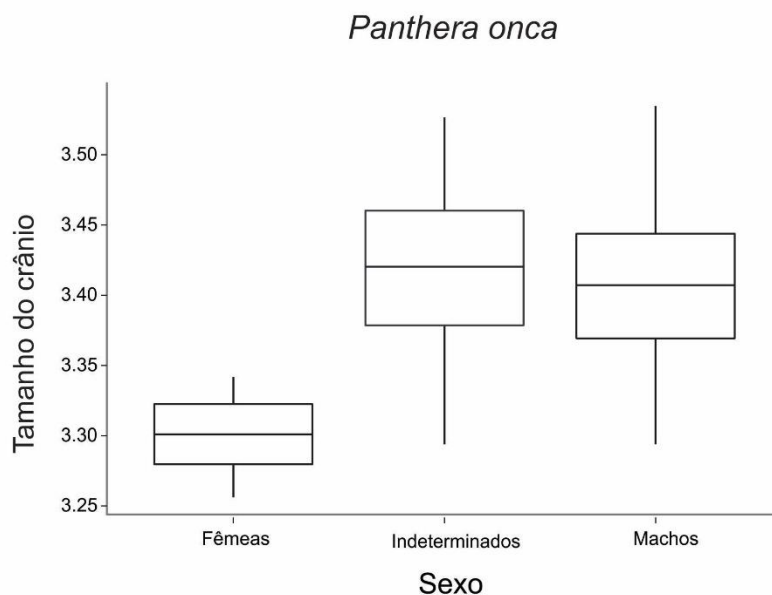


Figura 3. *Boxplot* do tamanho do crânio (lnCS) e o sexo (machos, fêmeas e indivíduos de sexo indeterminado) da espécie *P. onca*. Linha preta = media; caixa = desvio padrão; barra horizontal = amplitude máxima e mínima.

TAMANHO E FORMA DO CRÂNIO

A análise de variância mostrou diferenças significativas no tamanho do crânio para a amostra total de felídeos ($F = 4.055$; d.f.1 = 2, d.f.2 = 123; $p < 0.001$) e para a amostra total de machos ($F = 573.6$; d.f.1 = 2, d.f.2 = 64; $p < 0.001$) (Fig.4). Para as análises de forma também foram observados resultados significativos tanto para a amostra total de felídeos (MANOVA Pillai's trace = 1.719; $F_{32,214} = 40.950$; $p < 0.001$) quanto para a amostra de machos (MANOVA Pillai's trace = 1.780; $F_{30,98} = 26.495$; $p = 0.001$).

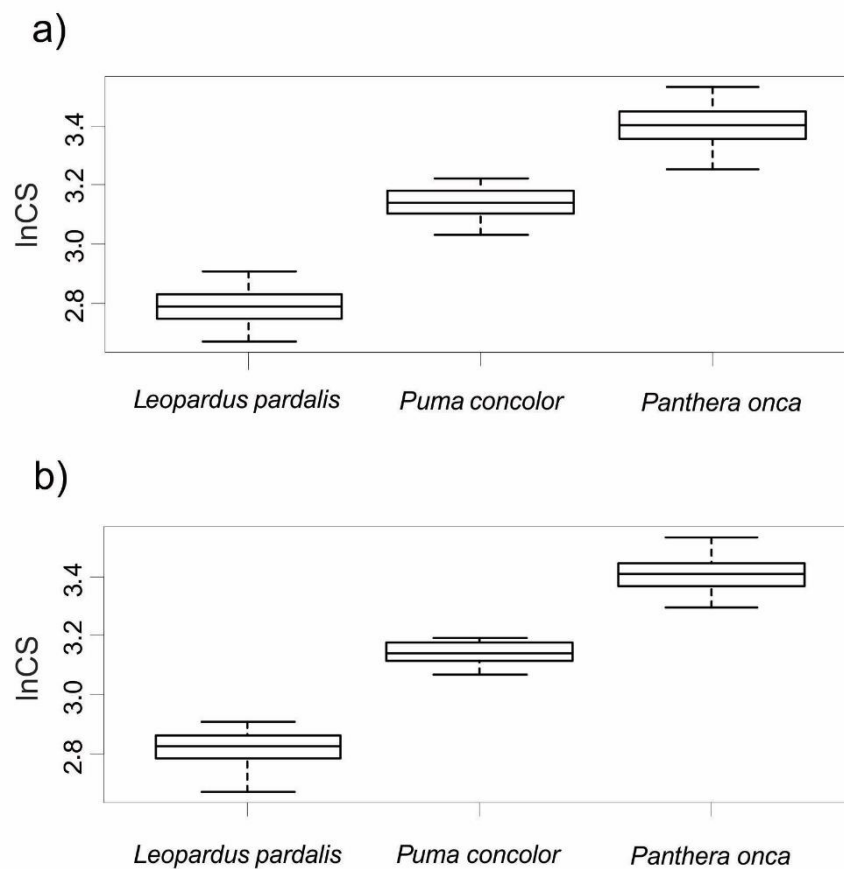


Figura 4. *Box plot* dos resultados do ANOVA para a variação do tamanho do crânio (lnCS) da amostra total (a) e da amostra total de machos (b).

Para a amostra total de felídeos e para a amostra total de machos, os primeiros 16 e 15 eixos das deformações relativas (RW) explicaram cumulativamente 95% da variância total, respectivamente. Plotando o primeiro e segundo eixo de RW, tanto da amostra total de felídeos

(41.22% e 13.01%), quanto para a amostra total de machos (41.92% e 12.98%), percebe-se que houve segregação entre as espécies. Ao longo de RW1, para amostra total, a espécie *L. pardalis* está localizada no extremo negativo, *P. onca* no extremo positivo, sendo a espécie *P. concolor* intermediária entre as duas. Para a amostra de machos, o padrão segue o mesmo ao longo de RW1, porém a espécie *P. concolor* agora está localizada somente no extremo positivo do eixo. O extremo negativo de RW2, descreve mudanças relacionadas a um arco zigomático, canino e focinho menores e bula timpânica maior. O extremo positivo descreve mudanças opostas, com arco zigomático canino e focinho mais alargados. O segundo eixo foi importante para separar a espécie *P. concolor* das demais. As amostras do extremo negativo do eixo 2 estão relacionadas com um crânio mais alargado, incluindo a porção posterior do arco zigomático, além de um maior carnassial (Fig. 5).

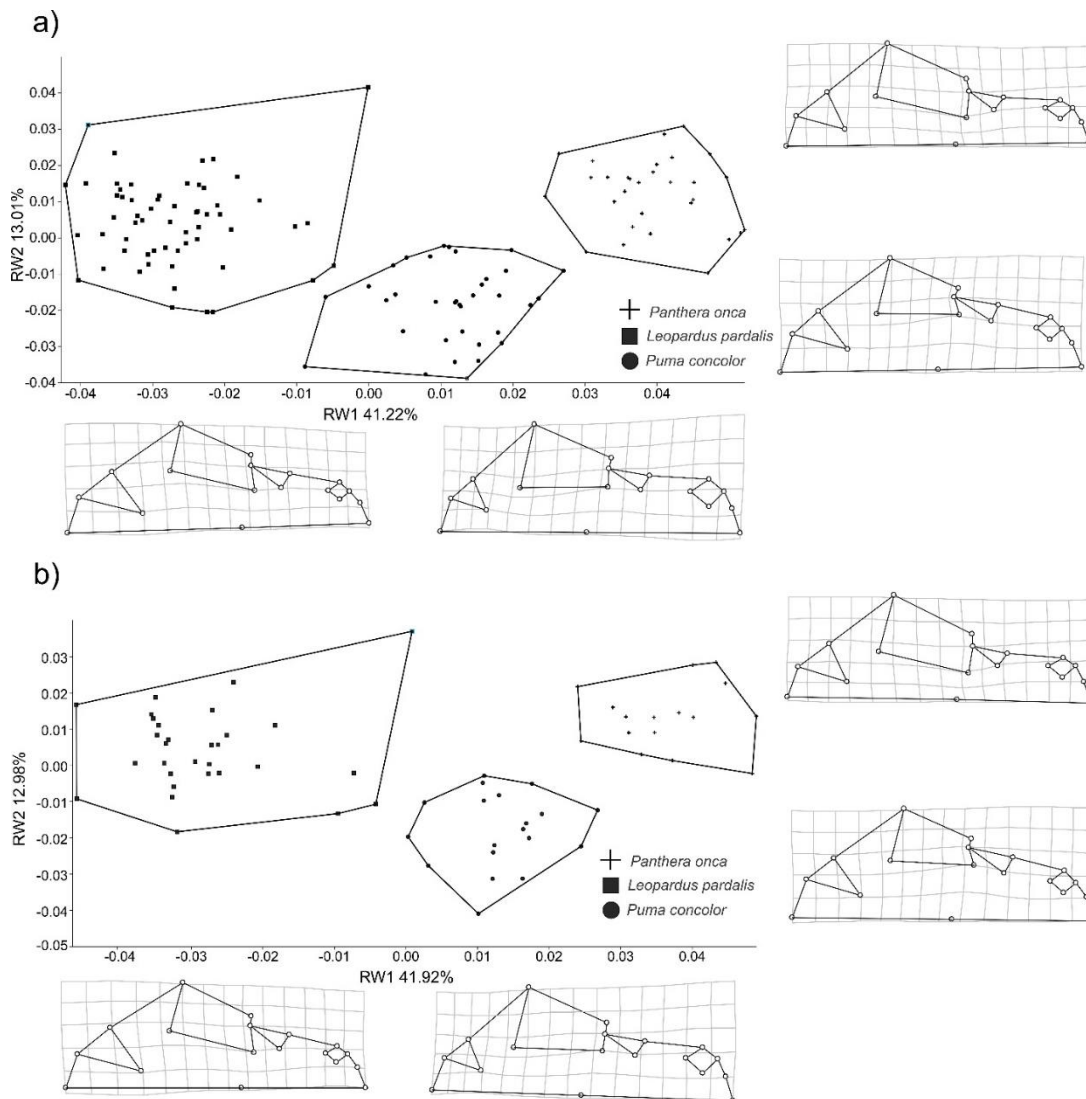


Figura 5. Gráfico de dispersão dos RW1 contra RW2 para amostra total (a) e amostra total de machos (b). Grades mostram separação das espécies e deformações relativas da forma nos extremos positivos e negativos dos eixos.

ALOMETRIA

Houve um impacto significativo da alometria (lnCS) sobre a forma do crânio das espécies: para a amostra total de felídeos ($p < 0.001$) a alometria explicou 5.34% da variação total; para *P. onca* ($p = 0.02$) a alometria explicou 6.62% do total da variância; para *L. pardalis* ($p < 0.001$) a alometria explicou 8.11%; para *P. concolor* ($p = 0.02$) a alometria explicou 5.45%. Os resultados também foram significativos para a amostra total de machos ($p < 0.001$), machos de *L. pardalis* ($p < 0.001$) e machos de *P. concolor* ($p = 0.01$), para os quais a alometria explicou respectivamente 7.63%, 10.20% e 11.53% do total da variância. Para machos de *P. onca* os resultados não foram significativos ($p = 0.09$).

RELAÇÃO DO TAMANHO E FORMA DO CRÂNIO COM O ESPAÇO GEOGRÁFICO

Para as regressões entre o tamanho e o espaço (PCNM's), os resultados foram significativos para a maioria dos grupos, exceto para *P. onca* machos (Tabela 2). A relação entre o espaço e a forma foi significativa para machos e fêmeas de *L. pardalis* (Tabela 3).

Tabela 2. Resultados de regressão linear múltipla entre o tamanho do crânio (lnCS) e o espaço geográfico (PCNM's) para a amostra total de felídeos, amostra total de machos, *P. onca*, *P. onca* machos, *L. pardalis*, *L. pardalis* machos, *L. pardalis* fêmeas, *P. concolor* e *P. concolor* machos da América do Sul.

Amostras	F	R ₂ ajust	p	PCNM's selecionadas
Amostra total	9.118	0.37	<0.001	1,5,10,13,16,19,29,43 e 44
Amostra total de machos	9.720	0.44	<0.001	1,7,11,17,21 e 22
<i>P. onca</i>	5.539	0.23	0.009	7 e 9
<i>P. onca</i> machos	4.025	0.16	0.064	6
<i>L. pardalis</i>	5.200	0.17	0.003	1,6 e 18
<i>L. pardalis</i> machos	7.140	0.29	0.003	2 e 11
<i>L. pardalis</i> fêmeas	6.472	0.34	0.007	2 e 4
<i>P. concolor</i>	6.112	0.23	0.005	3 e 11
<i>P. concolor</i> machos	5.341	0.19	0.033	9

Seleção das variáveis PCNM's através da função forward.sel por permutação de resíduos sob modelo reduzido executado usando o pacote packfor do programa R.

Tabela 3. Resultados de regressão linear múltipla entre a forma do crânio (Eixos de RW que explicaram 95% da variância total) em relação ao espaço geográfico (PCNM) para a amostra total de felídae, amostra total de machos, *P. onca*, *P. onca* machos, *L. pardalis*, *L. pardalis* machos, *L. pardalis* fêmeas, *P. concolor* e *P. concolor* machos da América do Sul.

Amostras	F	R ₂ ajust	p	PCNM's selected
Amostra total	1.136	0.00	0.328	1 e 2
Amostra total de machos	2.262	0.08	0.059	1, 7, 11, 21 e 22
<i>P. onca</i>	3.384	0.07	0.076	6
<i>P. onca</i> machos	0.937	-0.00	0.349	1
<i>L. pardalis</i>	1.043	0.00	0.359	1 e 2
<i>L.pardalis</i> machos	6.466	0.27	0.005	7 e 13
<i>L. pardalis</i> fêmeas	7.067	0.36	0.005	1 e 5
<i>P. concolor</i>	1.807	0.12	0.133	1, 2, 7, 9, 10 e 11
<i>P. concolor</i> machos	0.050	-0.05	0.824	1

VARIAÇÃO ECOGEOGRÁFICA NO TAMANHO E NA FORMA DO CRÂNIO

Não houve resultados significativos para a variação do tamanho (lnCS) em relação a latitude. Para a variável forma somente a amostra total de machos e de *P. concolor* mostraram relação significativa com a latitude (Tabela 4).

Tabela 4. Resultados de regressão linear múltipla para a variação da forma do crânio em relação à latitude para a amostra total de felídae, amostra total de machos, *P. onca*, *P. onca* machos, *L. pardalis*, *L. pardalis* machos, *L. pardalis* fêmeas, *P. concolor* e *P. concolor* machos da América do Sul.

Amostras	F	R ₂ ajust.	p
Amostra total	2.244	0.02	0.139
Amostra total de machos	5.274	0.06	0.024
<i>P. onca</i>	0.003	-0.04	0.955
<i>P. onca</i> machos	1.145	0.01	0.302
<i>L. pardalis</i>	1.140	0.00	0.290
<i>L. pardalis</i> machos	0.668	-0.01	0.420
<i>L. pardalis</i> fêmeas	0.009	-0.04	0.922
<i>P. concolor</i>	4.616	0.10	0.030
<i>P. concolor</i> machos	1.956	0.05	0.179

Houve variação entre o tamanho (lnCS) e as variáveis ambientais, com resultados significativos para *P. onca* machos, *L. pardalis*, *L. pardalis* machos, *L. pardalis* fêmeas e para *P. concolor* (Tabela 5), ressaltando que maiores valores foram encontrados para *P. onca* machos e *L. pardalis* fêmeas.

Tabela 5. Resultados de regressão linear múltipla entre a variação do tamanho do crânio (lnCS) em relação às variáveis climáticas para a amostra total de felídae, amostra total de machos, *P. onca*, *P. onca* machos, *L. pardalis*, *L. pardalis* machos, *L. pardalis* fêmeas, *P. concolor* e *P. concolor* machos da América do Sul.

Amostras	F	R ajust	p	Variáveis selecionadas*
Amostra total	0.591	-0.01	0.448	BIO18
Amostra total machos	2.688	0.03	0.106	BIO18
<i>P. onca</i>	2.932	0.06	0.097	BIO5
<i>P. onca</i> machos	10.61	0.83	0.002	BIO3, BIO4, BIO6, BIO9, BIO14, BIO18, BIO19 e Evapotranspiração
<i>L. pardalis</i>	6.849	0.09	0.011	BIO17
<i>L. pardalis</i> machos	6.678	0.16	0.015	BIO17
<i>L. pardalis</i> fêmeas	13.13	0.37	0.001	Produtividade
<i>P. concolor</i>	4.707	0.18	0.016	BIO14 e BIO15
<i>P. concolor</i> machos	2.893	0.24	0.069	BIO15, BIO19 e umidade

*BIO3(Isotermia); BIO4 (Sazonalidade da Temperatura); BIO5 (Temperatura Máxima do Mês mais Quente); BIO6 (Temperatura Mínima do Mês Mais Frio); BIO9 (Temperatura Média do Mês Mais Seco); BIO14 (Precipitação do Mês Mais Seco); BIO15 (Sazonalidade da Precipitação); BIO17 (Precipitação do Quartil mais Seco); BIO18 (Precipitação do Quartil Mais Quente); BIO19 (Precipitação do Quartil Mais Frio).

A PLS entre as 22 variáveis ambientais e a forma do crânio apresentou resultados significativos para a amostra total de felídeos ($r = 0.44$; $p = 0.02$), com o primeiro eixo explicando 76.67% da covariação entre os blocos, sendo a sazonalidade da temperatura (BIO4 $r = -0.30$), precipitação do mês mais úmido (BIO13 $r = 0.29$) e precipitação do quartil mais úmido (BIO16 $r = 0.29$) as variáveis ambientais com maior poder explicativo. A análise do primeiro bloco de variáveis de forma (SW1 da forma) versus o primeiro bloco de variáveis climáticas separou a espécie *L. pardalis* entre os ambientes mais frios, mais secos e menos produtivos (escores negativos) e ambientes quentes, úmidos e mais produtivos (escores positivos) (Fig. 6). Já a espécie *P. concolor* ficou distribuída em ambientes mais frios, mais secos e menos produtivos (escores negativos), porém apresentou distribuição parcial em

ambientes quentes, úmidos e mais produtivos (escores positivos). Situação semelhante foi observada para a espécie *P. onca*, que apresentou distribuição em ambientes quentes, úmidos e mais produtivos (escores positivos), porém com distribuição parcial em ambientes mais frios, mais secos e menos produtivos (escores negativos) (Fig. 6). Espécimes distribuídos em escores negativos, onde a precipitação e a temperatura média são baixas temperaturas e alta sazonalidade apresentam crânios mais curtos e largos, focinho mais curto, molares menores e com maior área do arco zigomático proporcionalmente. As características opostas foram observadas em espécimes distribuídas ao longo dos escores positivos, onde a precipitação e a temperatura média são altas e a sazonalidade é menor (Fig. 6).

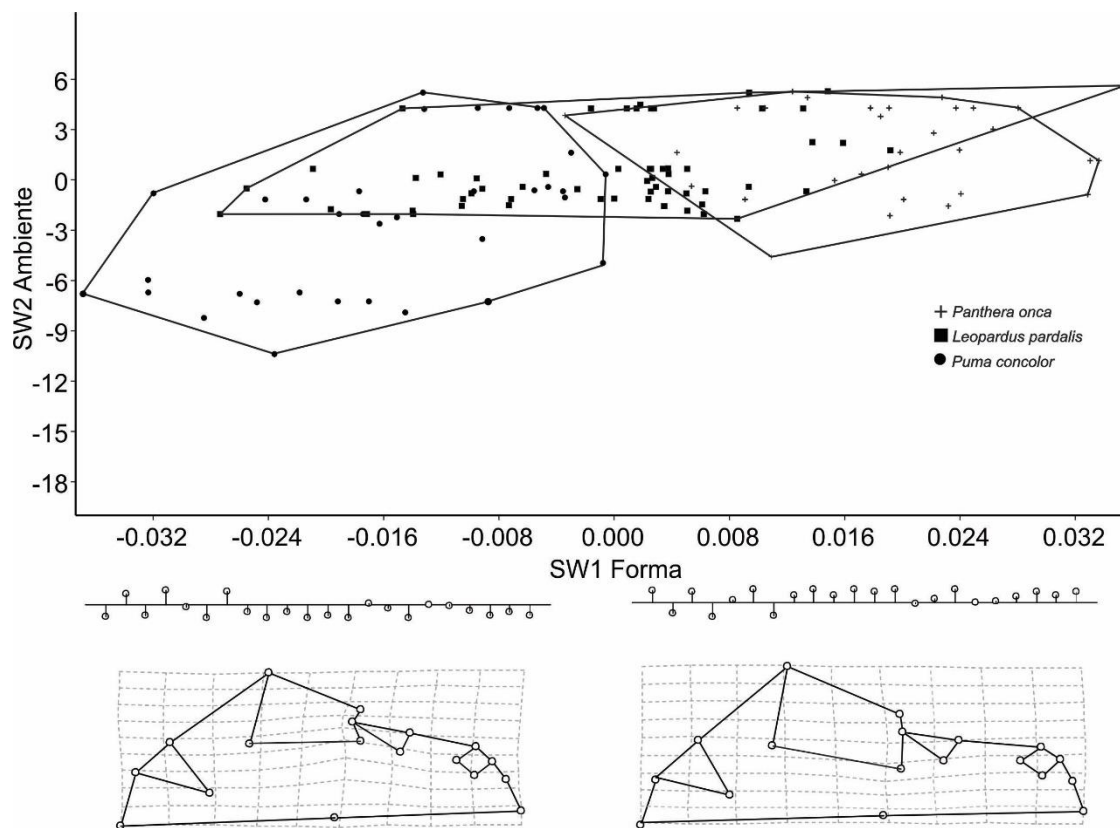


Figura 6. Gráfico do primeiro par de Deformações Singulares ou Singular Warps (SW) (eixo X é o bloco de forma, eixo Y é o bloco de variáveis climáticas) da amostra total de Felidae. Abaixo o perfil das grades de deformação e as variáveis climáticas dos escores mais negativos para os mais positivos das Deformações Relativas ou Singular Warps (SW).

Analisando cada espécie em separado, para *P. onca* machos (PLS1 var. 75.60%, $r = 0.84$; $p = 0.03$) a variável ambiental com maior poder explicativo foi a precipitação do mês mais úmido (BIO13 $r = 0.27$) (Fig. 7A). Para *L. pardalis* (PLS1 var. 57.99%, $r = 0.63$; $p = 0.004$) as variáveis ambientais com maior poder explicativo foram temperatura mínima do mês mais frio (BIO6 $r = 0.30$) e temperatura média do quartil mais seco (BIO9 $r = 0.29$) (Fig. 7B). Para *L.*

pardalis fêmeas (PLS1 var. 54.71%, $r = 0.78$; $p = 0.05$) a variável ambiental com maior poder explicativo foi temperatura média do quartil mais seco (BIO9 $r = 0.31$) (Fig. 7C). Para *P. concolor* (PLS1 var. 83.40%, $r = 0.71$; $p = 0.02$) a variável ambiental com maior poder explicativo foi a sazonalidade da temperatura (BIO4 $r = -0.31$) (Fig. 7D).

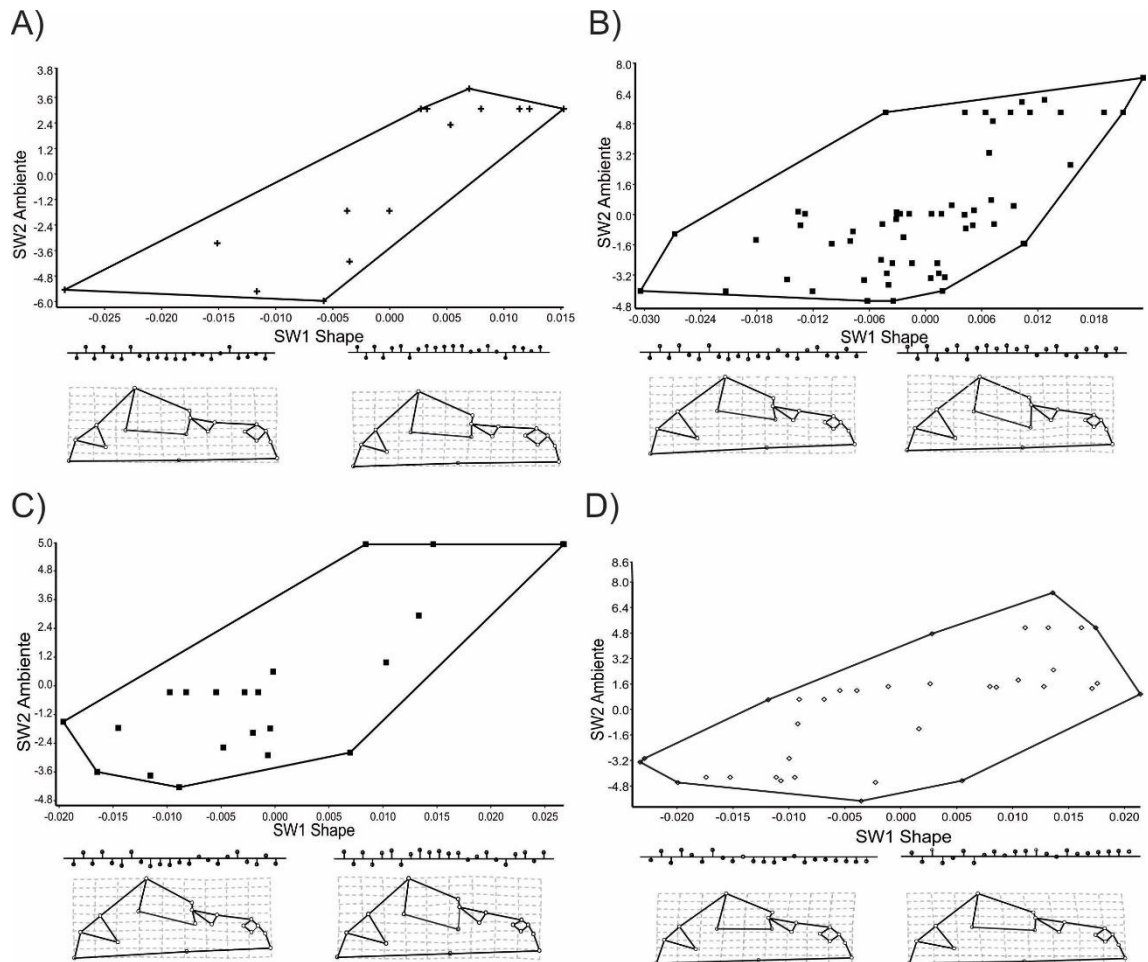


Figura 7. Gráfico do primeiro par de Deformações Singulares ou Singular Warps (SW) (eixo X é o bloco de forma, eixo Y é o bloco de variáveis climáticas). Abaixo o perfil das grades de deformação e as variáveis climáticas dos escores mais negativos para os mais positivos das Deformações Relativas ou Singular Warps (SW). (A) *Panthera onca* machos, (B) *Leopardus pardalis*, (C) *Leopardus pardalis* fêmeas e (D) *Puma concolor*.

Os resultados não foram significativos para a amostra total de machos (PLS1 var. 59.70%, $r = 0.39$; $p = 0.74$), *P. onca* (PLS1 var. 55%, $r = 0.56$; $p = 0.607$); *L. pardalis* machos (PLS1 var. 52.15%, $r = 0.69$; $p = 0.06$) *P. concolor* machos (PLS1 var. 77.50%, $r = 0.80$; $p = 0.06$).

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que as espécies *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor* apresentam diferenças no tamanho e na forma do crânio. Foi detectada influência da alometria para a maioria dos conjuntos de dados analisados, exceto para machos de *P. onca*. As adaptações do tamanho relacionadas ao espaço mostram que a maioria das amostras são influenciadas pela geografia, com o tamanho apresentando variação mais expressiva do que a forma para esse fator. Em relação à latitude não houve variação do tamanho, e para a forma somente a amostra total de machos e de *P. concolor* apresentaram variação. O tamanho do crânio de machos de *P. onca*, machos e fêmeas de *L. pardalis*, *L. pardalis* e *P. concolor* apresenta relação como clima, porém a forma apresentou variação mais expressiva para esse fator, com os resultados da amostra total de felídae sendo relacionada principalmente à precipitação; as amostras de *L. pardalis*, fêmeas de *L. pardalis* e *P. concolor* sendo mais afetadas pela temperatura; e machos de *P. onca*, pela precipitação (PLS, Fig. 7), mostrando um gradiente geográfico e ambiental.

Encontramos presença significativa da alometria para as espécies aqui estudadas, especialmente para *L. pardalis* e *P. concolor*. Como se sabe, mudanças na forma têm sido associadas à mudança de tamanho devido à presença da alometria (Marroig, 2007) e vários estudos já foram realizados nas proporções de crânio de carnívoros ao longo dos anos, com o objetivo de elucidar padrões de alometria (Radinsky, 1981a,b; Slater & Van Valkenburgh, 2009; Suzuki, Abe & Motokawa, 2011; Suzuki, Abe & Motokawa, 2012; Segura, Prevosti & Cassini, 2013). Já foi descrito para grandes felídeos que a alometria do crânio reflete uma relação entre a necessidade de aumentar a força de mordida para ter acesso a presas maiores (Slater & Van Valkenburgh, 2009). Assim, as relações alométricas podem refletir em variações morfométricas relacionadas à biomecânica da força de mordida (Slater, Dumont & Van Valkenburg, 2009) estando relacionada com a captura e forma como matam presas, e também as diferenças no tamanho das presas (Slater & Van Valkenburgh, 2009). Espécies de felídeos mostram diversas variações na morfologia do crânio, algumas relacionando as diferenças de tamanho com as variações funcionais, o que parece ser subproduto das flutuações fenotípicas da morfologia, o que sugere que a maior parte das diferenças entre o crânio das espécies foram fixadas ao longo das linhagens (Sicuro & Oliveira, 2011).

A maioria dos grupos apresenta relação entre o tamanho e o espaço, já a relação entre o espaço e a forma foi significativa apenas para machos e fêmeas de *L. pardalis*. A relação mais expressiva do tamanho com o espaço era esperada, devido o tamanho ser mais adaptável e suscetível às variações do que a forma (Cardini & Elton, 2009; Cardini, Jansson & Elton, 2007).

Espécies com larga distribuição geográfica podem apresentar diferenças no tamanho do corpo associada a suas dietas e distribuição das presas, pois sabe-se que os gatos são carnívoros bastante generalistas, com a variedade de presas variando de artrópodes até grandes ungulados (Nowell & Jackson, 1996, Sunquist & Sunquist, 2002). Podemos citar nesse contexto a espécie *P. concolor*, que é um carnívoro generalista altamente adaptável a uma vasta gama de presas e habitats, que em regiões temperadas da América do Norte se alimenta de presas grandes, como veados, enquanto que na América Central, se alimenta de diferentes espécies de pequeno e médio porte (Iriarte, 1990). Assim, o hábito predador de felídeos se deve a variáveis geográficas e condições ecológicas inter-relacionadas (Iriarte, 1990). Sabe-se que junto com a variação geográfica, também há variação climática e já foi descrito para felídeos que uma combinação de fatores climáticos e bióticos podem contribuir para padrões de variação geográfica no tamanho das espécies (Gay & Best, 1996).

Encontramos variação no tamanho corporal das espécies em relação ao clima para machos de *P. onca*; *L. pardalis*, machos e fêmeas de *L. pardalis*; e para *P. concolor*. Sabe-se que a variação do tamanho corporal está relacionada com a uma combinação de variáveis que incluem temperatura, umidade e precipitação (James, 1970; Gay & Best, 1996). Assim, condições de calor-úmido estão associadas a menores tamanhos corporais e condições ambientais mais frias e/ou mais secas a maiores tamanhos corporais (James, 1970). Nossos resultados mostram que as espécies *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor* se correlacionaram fortemente com a precipitação, porém com *P. onca* apresentando maior correlação com a temperatura e as outras, com a precipitação. Isso corrobora o que já foi descrito para felídeos, que o tamanho é inversamente correlacionado com a precipitação anual média, ou seja, maiores felídeos ocorrem em áreas mais secas (Gay & Best, 1996). A temperatura, a produtividade primária e a evapotranspiração também já foram destacadas como bons preditores de tamanho corporal em espécies de mamíferos carnívoros (Rosenzweig, 1968; Gay & Best, 1996). Nossos resultados não seguiram a Regra de Bergmann, apesar de outros estudos já terem constatado a influência da latitude para espécies de felídeos (Kurtén, 1973; Anderson, 1983; Gay & Best, 1996).

A latitude é tratada aqui como um proxy para a variação ambiental das espécies e apresenta influência na forma da amostra total de machos e de *P. concolor*. A existência de um gradiente ambiental entre latitudes (Davies, Purvis & Gittleman, 2009) pode influenciar a distribuição das presas no ambiente e sabe-se que a espécie *P. concolor* se alimenta de presas grandes em latitudes maiores latitudes (Iriarte, 1990), fato que pode influenciar também as

demais espécies de felídeos aqui estudadas a variarem em sua forma para ter acesso ao número maior de itens alimentares. O clima apresentou relações significativas para a amostra total das espécies; para machos de *P. onca*, *L. pardalis*, fêmeas de *L. pardalis* e *P. concolor*. A necessidade dos carnívoros de subjugar presas proporcionalmente maiores (Christiansen, 2008) que são comuns em ambientes sazonais secos ou menos produtivos (James, 1970) levam as espécies a se adaptarem para terem focinhos mais curtos, crânios maiores e maior área do músculo temporal, características que indicam relação com uma maior força de mordida (Christiansen & Adolfssen, 2005; Christiansen, 2008), características que coincidem com nossos resultados, que mostram que em ambientes mais frios, mais secos e menos produtivos as populações aqui estudadas apresentam características ligadas a uma maior força mastigatória, com crânio mais robusto e focinho curto (Kleiman, 1972; Van Valkenburgh, 1991). Para *P. concolor* já foram descritas variações nas características cranianas que distinguem subespécies com uma alteração gradual em suas características morfológicas de norte a sul, com espécimes mais especializadas ocorrendo na parte mais ao norte da distribuição, e na América do Sul, mais ao sul (Young & Goldman, 1946). Pumas que vivem em habitats temperados geralmente se alimentam de presas maiores e se especializam em um número menor de espécies de presas, enquanto que, em habitats tropicais, alimentam-se de presas menores e mais variadas (Iriarte, 1990). O tamanho de presa preferido entre os felídeos se correlaciona principalmente com seu próprio tamanho. Grandes felídeos consomem presas proporcionalmente maiores do que pequenos felídeos e a massa de suas presas, muitas vezes, excede a sua própria massa (Radloff & Du Toit, 2004; Hayward & Kerley, 2005; Meachen-Samuels & Van Valkenburgh, 2009). Todos os felídeos são hipercarnívoros obrigatórios, significando que eles consomem carne vertebrada quase exclusivamente (Van Valkenburgh, 1988). Dessa forma, o padrão de crânio apresentado pelos felídeos, como por exemplo, a face curta, órbitas orientadas anteriormente, fossa temporal e caninos grandes, carnassiais especializados e pós-caninos não-carnassiais reduzidos (Kitchener, 1991; Sicuro, 2011), explica, seu ajuste ecomorfológico à hipercarnivoria, entretanto, formas de crânio diferentes em espécies com hábitos semelhantes indicam que a variação na morfologia do crânio pode resultar de flutuações fenotípicas (Sicuro, 2011) influenciadas pelo ambiente no qual a espécie está inserida. Dessa forma, percebe-se que as diferenças fenotípicas entre espécies intimamente relacionadas, como as três espécies de felídeos aqui estudados, são muitas vezes difíceis de serem quantificadas e, quando observadas, podem refletir fatores externos (Caumul & Polly, 2005) como, por exemplo, o clima (Machado & Hingst-Zaher, 2009; Martinez *et al.*, 2013;

Bubadué *et al.*, 2016a) e o deslocamento de caráter (Seidensticker, 1976; Bertram, 1982; Dayan *et al.*, 1990).

Nós detectamos forte influência geográfica no tamanho do crânio das três espécies de felídeos aqui estudadas e também forte influência ambiental na forma. Assim, o espaço pode ser considerado um importante fator que influencia a variação do tamanho e o ambiente um importante fator que influencia a variação da forma do crânio destes felídeos sul-americanos. Alterações no tamanho do crânio parecem ter sido influenciadas por adaptações ou pela plasticidade fenotípica, dado o impacto mais forte da geografia sobre as espécies, e espécies com larga distribuição geográfica podem apresentar diferenças no tamanho associada a suas dietas e distribuição das presas. No entanto, o efeito da alometria foi observado, o que pode refletir restrições biomecânicas, podendo ser consideradas suficientemente fortes para limitar as alterações relacionadas ao tamanho do crânio na variação da forma nas três espécies de felídeos aqui estudadas. Variações no tamanho e na forma podem ser explicadas por fatores climáticos, pois maiores felídeos ocorrem em áreas mais secas e a necessidade dos carnívoros de subjugar presas maiores, comuns em ambientes sazonais e secos levou as espécies a terem focinhos mais curtos, crânios maiores e maior área do músculo temporal, indicando relação com maior força de mordida. Porém, fatores não examinados aqui, como a competição podem explicar as variações na forma de felídeos, e, portanto, podem ser consideradas em estudos futuros.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos curadores e funcionários do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN / FZB) (M.M. de A. Jardim), Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP) (C.S. Fontana), Museu Nacional (MNRJ) (J.A de Oliveira e S.M Vaz), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) (M. De Vivo e J.G Barros), Museu Paraense Emílio Goeldi (M. P. Aguiar e J. S. Silva Jr.) e o Museu Argentino de Ciências Naturais Bernardino Rivadavia (MACN) (D. A. Flores e S. Lucero) pela autorização e apoio ao acesso dos espécimes. Agradecemos também a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior) pela bolsa de estudos de Renata F. Machado e Luíza Z. Magnus. Nilton Cáceres é pesquisador na área de Ecologia pela Agência Nacional de Pesquisas Científicas (CNPq) no Brasil.

REFERÊNCIAS

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004.** Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology* **1**: 5–16.
- Anderson AE. 1983.** A critical review of literature on puma (*Felis concolor*) (No. 54). Colorado Division of Wildlife.
- Ashmole NP. 1963.** The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* **103**: 458-473.
- Ashton KG, Tracy MC, de Queiroz A. 2000.** Is Bergmann’s rule valid for mammals? *The American Naturalist* **156**: 390–415.
- Bekoff M, Daniels TJ, & Gittleman J.L. 1984.** Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Annual review of ecology and systematics* **15**: 191-232.
- Bertram BCR. 1982.** Leopard ecology as studied by radio tracking. *Symposia of Zoological Society of London* **49**: 341-352.
- Bookstein FL. 1989.** ‘Size and shape’: a comment on semantics. *Systematic Biology* **38**: 173–180.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011.** Introduction. In: *Numerical ecology with R*. New York, NY: Springer Science & Business Media.
- Boyce MS. 1978.** Climatic variability and body size variation in the muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. *Oecologia* **36**: 1–19.
- Bubadué JM, Cáceres N, Carvalho RS, Meloro C. 2016a.** Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary biology* **43**: 145-159.
- Bubadué J, Cáceres N, dos Santos Carvalho R, Sponchiado J, Passaro F, Saggese F., Mondanaro A, Pansquale R, Carotenuto F. 2016b.** Character displacement under influence of Bergmann’s rule in *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, **27**:1-8.
- Buzzard PJ. 2006.** Ranging Patterns in Relation to Seasonality and Frugivory Among *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Ta’i Forest. *International Journal of Primatology* **27**: 559-573.
- Cáceres N, Meloro C, Carotenuto F, Passaro F, Sponchiado J, Melo GL, Raia P. 2014.** Ecogeographical variation in skull shape of capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* **41**: 501–512.
- Canevari M, Vaccaro O. 2007.** *Guía de Mamíferos del Sur de América del Sur*. 1ª ed. Bueno Aires: L.O.L.A.
- Cardini A, Jansson AU, Elton S. 2007.** A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* **34**: 1663–1678.
- Cardini A, Elton S. 2009.** Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to ‘morph’monkeys. *Global Ecology and Biogeography* **18**: 248–263.
- Cardini A, Dunn J, O’Higgins P, Elton S. 2013.** Clines in Africa: does size vary in the same way among widespread sub-Saharan monkeys? *Journal of Biogeography* **40**: 370-381.

- Caumul R, Polly PD. 2005.** Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* **59**: 2460–2472.
- Christiansen P, Adolfssen JS. 2005.** Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology* **266**: 133–151.
- Christiansen P. 2008.** Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). *PLoS One* **3**: e2807, 2008.
- Christiansen P, Wroe S. 2007.** Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* **88**: 347–358.
- Collier GE, O'Brien SJ. 1985.** A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. *Evolution* **39**: 473–487.
- Dayan T, Simberloff D, Tchernov E, Yom-Tov Y. 1990.** Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. *The American Naturalist* **136**: 39–60.
- Dayan T, Simberloff D. 1998.** Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review* **28**: 99–124.
- Dayan T, Simberloff D. 2005.** Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* **8**: 875–894.
- Davies TJ, Purvis A, Gittleman JL. 2009.** Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. *The American Naturalist* **174**: 297–307.
- Doebeli M, Dieckmann U. 2003.** Speciation along environmental gradients. *Nature* **421**: 259–264.
- Donadio E, Buskirk SW. 2006.** Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *The American Naturalist* **167**: 524–536.
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR. 2006.** Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological modeling* **196**: 483–493.
- Dray S, Legendre P, Blanchet FG. 2007.** Packfor: forward selection with permutation. R package version 0.0-9. Available at: http://r-forge.r-project.org/R/group_id=195
- Dunbar RIM. 1990.** Environmental determinants of intraspecific variation in body weight in baboons (*Papio* spp.). *Journal of Zoology* **220**: 157–169.
- Elton S, Dunn J, Cardini A. 2010.** Clines in vervet monkey skull morphology: investigating the effects of allometry on taxonomic variation. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 823–843.
- Fornel R, Cordeiro- Estrela P, De Freitas, TRO. 2010.** Skull shape and size variation in *Ctenomys minutus* (Rodentia: Ctenomyidae) in geographical, chromosomal polymorphism, and environmental contexts. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 705–720.
- Frost SR, Marcus LF, Bookstein FL, Reddy DP, Delson E. 2003.** Cranial allometry, phylogeography and systematics of large-bodied papionins (Primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record* **275**: 1048–072.
- Gay SW, Best TL. 1996.** Relationships between abiotic variables and geographic variation in skulls of pumas (*Puma concolor*: Mammalia, Felidae) in North and South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* **117**: 259–282.

- Gittleman JL. 1985.** Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia (Berlin)* **67**: 540–554.
- Goswami A. 2006.** Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* **60**: 169–183.
- Hayward MW, Kerley GI. 2005.** Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *Journal of zoology* **267**: 309–322.
- Hendges CD, Bubadué JM, Cáceres NC. 2016.** Environment and space as drivers of variation in skull shape in two widely distributed South- American Tayassuidae, *Pecari tajacu* and *Tayassu pecari* (Mammalia: Cetartiodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society* **119**: 785–798.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Iriarte JA, Franklin WL, Johnson WE, Redford KH. 1990.** Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* **85**: 185–190.
- James FC. 1970.** Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* **51**: 365–390.
- Jedrzejewski W, Abarca M, Vilorio A, Cerda H, Lew D, Takiff H, Abada E, Velozo P Schmidt K. 2011.** Jaguar Conservation in Venezuela against the backdrop of current knowledge on its biology and evolution. *Interciência* **36**: 954–966.
- Johnson WE, Eizirik E, Pecon-Slattery J, Murphy WJ, Antunes A, Teeling E, O'Brien SJ 2006.** The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. *Science* **311**: 73–77.
- Kiltie RA. 1984.** Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* **61**: 411–416.
- Kitchener A.** *The natural history of the wild cats*. Comstock Pub. Associates, 1991.
- Kleiman D. 1972.** Social behavior of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and bush dog (*Speothos venaticus*): A study in contrast. *Journal of Mammalogy* **53**: 791–806.
- Klingenberg CP. 1998.** Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological reviews* **73**: 79–123.
- Klingenberg CP, Gidaszewski NA. 2010.** Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* **59**: 245–261.
- Klingenberg CP. 2011.** MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources* **11**: 353–357.
- Kurtén B. 1973.** Geographic Variation in Size in the Puma (*Felis Concolor*). Societas Scientiarum Fennica.
- Lindsey CC. 1966.** Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, 456–465.
- Machado FDA, Hingst- Zaher E. 2009.** Investigating South American biogeographic history using patterns of skull shape variation on *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **98**: 77–84.
- Marroig G, Cheverud JM. 2004.** Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys? *The American Naturalist* **163**: 417–428.
- Marroig G. 2007.** When size makes a difference: allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (Cebinae, Platyrrhini). *BMC Evolutionary Biology* **7**: 20.

- Martinez PA, Marti DA, Molina WF, Bidau CJ. 2013.** Bergmann's rule across the Equator: A case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *Journal of Animal Ecology* **82**: 997–1008.
- McNab BK. 1971.** On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* **52**: 845–854.
- Meachen- Samuels JULIE, Van Valkenburgh B. 2009.** Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society* **96**: 784–799.
- Meiri S, Dayan T. 2003.** On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* **30**: 331–351.
- Meloro C, O'Higgins P. 2011.** Ecological adaptations of mandibular form in fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution* **18**: 185–200.
- Meloro C, Cáceres N, Carotenuto F, Passaro F, Sponchiado J, Melo GL, Raia P. 2014a.** Ecogeographical variation in skull morphometry of howler monkeys (Primates: Atelidae). *Zoologischer Anzeiger* **253**: 345–359.
- Meloro C, Cáceres N, Carotenuto F, Sponchiado J, Melo GL, Passaro F, Raia P. 2014b.** In and out the Amazonia: Evolutionary ecomorphology in howler and capuchin monkeys. *Evolutionary Biology* **41**: 38–51.
- Nowak RM. 1999.** *Walker's mammals of the world*. Vol. 1. JHU Press. 313p.
- Nowell K, Jackson P. 1996.** *Wild cats*. Gland: IUCN – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- O'Brien SJ. 1986.** Molecular genetics in the domestic cat and its relatives. *Trends in Genetics* **2**: 137–142.
- Oliveira TG, Cassaro K. 2005.** *Guia de Campo dos Felinos do Brasil*. São Paulo, SP: Instituto Pró-Carnívoros/Fundação Parque Zoológico de São Paulo/SZB/Pró-Vida Brasil.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GV, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR. 2001.** Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bio Science* **51**: 933–938.
- Popp JL. 1983.** Ecological determinism in the life histories of baboons. *Primates* **24**: 198–210.
- Young SP, Goldman EA. 1946.** *Puma, mysterious American cat*.
- R Core, Team (2015).** *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz AR, Nottingham BG. 1986.** Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* **210**: 149–159.
- Radinsky LB. 1981a.** Evolution of skull shape in carnivores 1. Representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* **15**: 369–388.
- Radinsky LB. 1981b.** Evolution of skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society* **16**: 337–355.
- Radloff FG, Du Toit JT. 2004.** Large predators and their prey in a southern African savanna: a predator's size determines its prey size range. *Journal of Animal Ecology* **73**: 410–423.
- Ray C. 1960.** The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology* **106**: 85–108.

- Ricklefs RE. 1980.** Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* **97**: 38-49.
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990.** Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* **39**: 40-59.
- Rohlf FJ. 2011.** tpsRegr, Version 1.38. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf FJ. 2015.** The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* **26**: 9-12.
- Rosenzweig ML. 1966.** Community structure in sympatric Carnivora. *Journal of mammalogy* **47**: 602-612.
- Rosenzweig ML. 1968.** The strategy of body size in mammalian carnivores. *American Midland Naturalist*, 299-315.
- Schaller GB, Crawshaw Jr PG. 1980.** Movement Patterns of Jaguar. *Biotropica* **12**:161-168.
- Segura V, Prevosti F, Cassini G. 2013.** Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* **169**: 235-250.
- Seidensticker JC. 1976.** On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica* **8**: 225-234.
- Sicuro FL, Oliveira LFB. 2011.** Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. *Zoological Journal of the Linnean Society* **161**: 414-462.
- Sicuro F. 2011.** Evolutionary trends on extant cat skull morphology (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometrical approach. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**: 176-190.
- Slater G, Dumont ER, Van Valkenburgh B. 2009.** Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology* **278**: 181-188.
- Slater GJ, Van Valkenburgh B. 2009.** Allometry and performance: the evolution of skull form and function in felids. *Journal of evolutionary biology* **22**: 2278-2287.
- Sunquist ME, Sunquist FC. 2002.** *Wild Cats of the World*. Chicago: University of Chicago Press.
- Sunquist ME, Sunquist FC. 2009.** "Family Felidae (cats)." *Handbook of the mammals of the world* **1**: 54-168.
- Suzuki S, Abe M, Motokawa M. 2011.** Allometric comparison of skulls from two closely related weasels, *Mustela itatsi* and *M. sibirica*. *Zoological science* **28**: 676-688.
- Suzuki S, Abe M, Motokawa M. 2012.** Integrative study on static skull variation in the Japanese weasel (Carnivora: Mustelidae). *Journal of Zoology* **288**: 57-65.
- Van Valkenburgh B. 1988.** Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* **14**: 155-173.
- Van Valkenburgh BV. 1991.** Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): Evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* **17**: 340-362.
- Wozencraft W. 2005.** Order Carnivora. Mammal In: Wilson D. E., and D. M. Reeder. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Vol. 1. Johns Hopkins University press.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Lista dos 125 espécimes pertencentes às espécies *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor* utilizados para análises morfométricas, com dados sobre espécies, sexo (Fêmea, Macho ou Indeterminado), número de registro no museu e coordenadas geográficas.

Espécie	Nº registro	Sexo	Latitude S	Longitude W
<i>Panthera onca</i>	MACN 171	Indeterminado	-26.18 S	-58.17 W
<i>Panthera onca</i>	MACN 172	Indeterminado	-26.18 S	-58.17 W
<i>Panthera onca</i>	MACN 33168	Indeterminado	-24.78 S	-24.78 W
<i>Panthera onca</i>	MACN 77	Indeterminado	-26.93 S	-54.43 W
<i>Panthera onca</i>	MACN 842	Indeterminado	-16.29 S	-63.58 W
<i>Panthera onca</i>	MACN 843	Indeterminado	-16.02 S	-61.32 W
<i>Panthera onca</i>	MCN/FZB-RS 379	Macho	-28.06 S	-52.00 W
<i>Panthera onca</i>	MNRJ 24860	Fêmea	-7.71 S	-42.72 W
<i>Panthera onca</i>	MNRJ 32705	Indeterminado	-10.55 S	-53.75 W
<i>Panthera onca</i>	MNRJ 69170	Indeterminado	-0.97 S	-62.92 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 1016	Indeterminado	-15.21 S	-49.40 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 23296	Indeterminado	-3.96 S	-45.66 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 42814	Indeterminado	-3.47 S	-51.20 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 528	Macho	-5.54 S	-48.27 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5653	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5656	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5657	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5658	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5662	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5663	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MPEG 5664	Macho	-1.30 S	-52.29 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 2330	Macho	-21.16 S	-47.81 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 2551	Fêmea	-23.95 S	-46.33 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 3331	Macho	-23.55 S	-46.63 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 3420	Macho	-16.52 S	-50.05 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 3685	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 3752	Macho	-16.52 S	-50.05 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 469	Macho	-22.31 S	-49.05 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 6806	Fêmea	-10.92 S	-50.18 W
<i>Panthera onca</i>	MZUSP 7161	Macho	-20.46 S	-55.78 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 13058	Fêmea	-26.93 S	-54.46 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 13464	Macho	-28.24 S	-59.45 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 20451	Fêmea	-25.59 S	-54.57 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 24894	Macho	-26.81 S	-55.01 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 24911	Fêmea	-26.81 S	-55.01 W

<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 25770	Macho	-26.93 S	-54.46 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 25771	Indeterminado	-25.59 S	-54.57 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 29840	Indeterminado	-26.18 S	-58.15 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 31238	Indeterminado	-23.44 S	-58.44 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 31259	Indeterminado	-24.01 S	-57.13 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 49343	Macho	-26.95 S	-54.31 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 50100	Macho	-18.55 S	-60.80 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 50101	Macho	-16.74 S	-62.47 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 50540	Macho	-26.95 S	-54.31 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 51132	Fêmea	-26.95 S	-54.76 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN 5173	Macho	-25.59 S	-54.57 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MCN/FZB-RS 1705	Indeterminado	-0.02 S	-69.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MCN/FZB-RS 3002	Indeterminado	-27.24 S	-53.88 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MCN/FZB-RS 381	Fêmea	-29.44 S	-50.57W
<i>Leopardus pardalis</i>	MCN/FZB-RS 427	Fêmea	-28.64 S	-53.60 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MCN/FZB-RS 553	Macho	-29.44 S	-50.57 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MNRJ 25691	Indeterminado	-19.93 S	-40.59 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MNRJ 4812	Macho	-16.32 S	-48.95 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5609	Macho	-2.10 S	-56.48 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5610	Macho	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5634	Macho	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5635	Fêmea	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5636	Macho	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5637	Fêmea	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5638	Fêmea	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5639	Macho	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MPEG 5640	Fêmea	-2.50 S	-54.30 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 13673	Fêmea	-20.23 S	-56.37 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 1805	Fêmea	-23.43 S	-45.08 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 1936	Macho	-20.64 S	-51.50 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 20427	Fêmea	-10.87 S	-61.93 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2465	Macho	-23.63 S	-52.96 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2467	Fêmea	-24.82 S	-51.92 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2643	Macho	-10.45 S	-40.18 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2733	Macho	-17.86 S	-41.50 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2839	Fêmea	-21.45 S	-49.95 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2913	Macho	-20.53 S	-47.40 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2914	Macho	-20.53 S	-47.40 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2962	Fêmea	-20.33 S	-47.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2963	Fêmea	-20.33 S	-47.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2964	Fêmea	-20.33 S	-47.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2966	Macho	-20.33 S	-47.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2967	Fêmea	-20.33 S	-47.79 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 2968	Fêmea	-20.33 S	-47.79 W

<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 3069	Macho	-17.34 S	-44.92 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 3070	Fêmea	-17.73 S	-44.31 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 3113	Macho	-17.34 S	-44.92 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 4239	Macho	-13.63 S	-50.48 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 5553	Macho	-1.90 S	-55.52 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 9012	Macho	-21.99 S	-48.39 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 9422	Macho	-22.78 S	-48.13 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 9423	Fêmea	-22.78 S	-48.13 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 9615	Macho	-22.78 S	-48.13 W
<i>Leopardus pardalis</i>	MZUSP 9684	Macho	-2.70 S	-61.22 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 2064	Indeterminado	-23.45 S	-58.44 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13059	Indeterminado	-26.93 S	-54.46 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13074	Indeterminado	-31.26 S	-64.79 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13330	Indeterminado	-37.89 S	-65.09 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13342	Indeterminado	-37.89 S	-65.09 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13457	Macho	-32.89 S	-68.85 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13458	Macho	-32.88 S	-68.84 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13460	Macho	-33.30 S	-66.33 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 13462	Fêmea	-27.49 S	-66.95 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 20629	Macho	-38.95 S	-68.05 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 25774	Indeterminado	-26.93 S	-54.46 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 269	Indeterminado	-40.73 S	-66.61 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 29841	Indeterminado	-26.18 S	-58.17 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 30214	Indeterminado	-30.97 S	-61.51 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 3157	Macho	-0.38 S	-78.28 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 3844	Macho	-22.66 S	-66.23 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 39208	Indeterminado	-31.26 S	-64.79 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 48345	Macho	-26.17 S	-54.36 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 4378	Indeterminado	-26.58 S	-60.95 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 49296	Indeterminado	-26.18 S	-58.17 W
<i>Puma concolor</i>	MACN 5359	Macho	-27.49 S	-66.95 W
<i>Puma concolor</i>	MPEG 5593	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Puma concolor</i>	MPEG 5594	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Puma concolor</i>	MPEG 5601	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Puma concolor</i>	MPEG 5668	Macho	-2.49 S	-54.30 W
<i>Puma concolor</i>	MPEG 6511	Macho	-5.38 S	-49.130 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 11470	Macho	-1.80 S	-66.59 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 2687	Macho	-22.73 S	-48.57 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 32286	Macho	-20.17 S	-48.68 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 3334	Macho	-15.24 S	-51.65 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 3801	Macho	-21.22 S	-50.85 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 8878	Macho	-22.78 S	-48.13 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 9418	Macho	-22.78 S	-48.13 W
<i>Puma concolor</i>	MZUSP 9637	Fêmea	-22.78 S	-48.13 W

<i>Puma concolor</i>	MZUSP 9811	Fêmea	-21.99 S	-48.39 W
<i>Puma concolor</i>	PUCRS 796	Indeterminado	-28.05 S	-51.18 W

5 ARTIGO 3:

Factors affecting the home range size of felids (Mammalia, Carnivora) with emphasis on three American species

RENATA F. MACHADO^{1,3,*}; FELIPE O. CEREZER²; CARLA D. HENDGES¹ & NILTON C. CÁCERES³

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brasil. ²Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Ecologia e Evolução, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brasil. ³Departamento de Ecologia e Evolução, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brasil.

Renata F. Machado: refighi@gmail.com; Felipe O. Cerezer: cerezerfelipe@gmail.com; Carla D. Hendges: carladhendges@gmail.com; Nilton C. Cáceres: niltoncaceres@gmail.com

ABSTRACT: We evaluated several factors that might be related to the home-range size of felids at both inter and intraspecific levels. At the interspecific level, we tested the influence of body mass on home range size of 19 felid species while controlling for phylogeny. At the species level, we evaluated the effect of sex and habitat type (open vs. closed) on the home range size of three species of felids occurring in America, *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* and *Puma concolor*, which are among the most studied species concerning home ranges. Body mass, sex, and home range data were extracted from the Pantheria database (for 19 species, for interspecific comparisons) and from 43 studies for intraspecific comparisons. We assessed the influence of body mass on the home range size of felids using phylogenetic generalized least squares analysis. We evaluated the existence of sexual dimorphism on both home range size and body mass using paired *t*-tests. Finally, we investigated the influence of habitat type (open vs. closed) on home range size using ANOVA. Our results show that home range size is positively influenced by body mass in felids. At the intraspecific level, we confirmed that both the body mass and home range are larger for males than for the females in *P. onca*, *L. pardalis* and *P. concolor*. Moreover, the average home range size of *P. onca* is larger in open (i.e. grasslands, deserts and shrublands) than in closed (i.e. forests) habitats. Overall, our results confirm that larger home ranges are associated with larger body sizes in animals that need a large amount of food resources or specific resources (such as the specific prey requirements of felids) to maintain their metabolic rates. Furthermore, home range size of these three felids seems to be strongly influenced by reproductive attributes as well as by habitat quality, suggesting a connection with the spatial distribution of both food (prey) and mates.

[KEYWORDS: *Panthera onca*, *Leopardus pardalis*, *Puma concolor*, sexual dimorphism, body size, environment, territory]

RESUMEN: Factores que afectan el tamaño del ámbito hogareño de felinos (Mammalia, Carnívora), con énfasis en tres especies americanas. El objetivo de este estudio fue evaluar los factores que influyen en el tamaño del ámbito hogareño de felinos en nivel inter e intraespecífico. En nivel interespecífico, evaluamos la influencia de la masa corporal en el ámbito hogareño de 19 especies de felinos, controlando la filogenia. A nivel de especies, se evaluamos el efecto del sexo y hábitat (abierto vs. cerrado) sobre el ámbito hogareño de tres especies de felinos que ocurren en América, *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* y *Puma concolor*, para los cuales hay una buena cantidad de información. Los datos de masa corporal, sexo y ámbito hogareño fueron extraídos de la base de datos Pantheria (para 19 especies, para comparación interespecífica) y 43 estudios para la variación intraespecífica. Evaluamos la influencia de la masa corporal en el tamaño del ámbito hogareño de felinos utilizando un análisis filogenético de los mínimos cuadrados generalizados. Evaluamos la existencia de dimorfismo sexual en el ámbito hogareño y la masa corporal usando una prueba *t* pareada. Finalmente, investigamos la influencia del hábitat en el ámbito hogareño utilizando un modelo Anova. Nuestros resultados mostraron que el tamaño del ámbito hogareño está asociado positivamente con la masa corporal en felinos. A nivel intraespecífico, confirmamos que la masa corporal y el ámbito hogareño de los machos son mayores que los de las hembras en *P. onca* y *L. pardalis* y *P. concolor*. Además, el ámbito hogareño de *P. onca* aumenta en hábitats abiertos (pastizales, desierto y matorrales) como se esperaba. En general, nuestros resultados confirman que mayores ámbitos hogareños están asociados con un mayor tamaño corporal en los animales que necesitan de más recursos alimenticios o recursos específicos (como presas para felinos) para satisfacer las tasas metabólicas. Además, el ámbito hogareño de los tres felinos parece estar fuertemente influenciada por los atributos de reproducción, así como la calidad del hábitat, evidenciando una conexión con la distribución espacial de alimentos (presas) y oportunidades de apareamiento.

³ Artigo publicado na revista Ecologia Austral.

[Palabras clave: *Panthera onca*, *Leopardus pardalis*, *Puma concolor*, dimorfismo sexual, tamaño corporal, ambiente, territorio]

Short title: Explaining the home range of American felids.

Título corto: Explicando el ámbito hogareño de felinos americanos.

INTRODUCTION

Understanding the factors that influence the variation in home range attributes of animals has long been a subject of ecological interest (Tufto et al. 1996; Perry and Garland 2002). Besides the phylogeny, several ecological and physiological factors are thought to influence the size of home ranges (McLoughlin and Ferguson 2000). In general, home range may be related to factors such as the body size-dependent metabolic rate, abundance and distribution of food, social organization, age, and habitat type (McNab 1963; Damuth 1981; Lindsted et al. 1986; Akbar and Gorman 1993; Perry and Garland 2002). However, biological characteristics such as body mass and the home range may have some degree of associated phylogenetic signal, and thus phylogenetically related species may be more similar to each other than less related ones (Felsenstein 1988; Blomberg and Garland 2002).

Terrestrial mammals exhibit a positive association of home range size with body mass (Lindsted et al. 1986; Kelt and Van Vuren 2001). Moreover, home range size may also vary according to feeding habits. For instance, carnivores tend to have larger home ranges than omnivores of the same body mass, which in turn have larger home ranges than herbivores (Kelt and Van Vuren 2001). In this regard, food availability, habitat productivity and even seasonality have been important predictors of home range size in mammals (Harestad and Bunnell 1979; Tufto et al. 1996; Ferguson et al. 1999; Grigione et al. 2002; Nilsen et al. 2005). Much of the variation in home range size of carnivores is due to these same factors (Grigione et al. 2002; Nilsen et al. 2005). However, Grigione et al. (2002) revealed that sex might be a strong determinant of home range size in some carnivores. These researchers showed that both young and adult males of *Puma concolor* had larger home ranges than adult females. Interestingly, this pattern was not positively correlated with differences of body mass, contrary to what is generally expected for mammals. However, carnivores have high species diversity that exhibit a wide range of ecological traits (Van Valkenburgh 1999) and, thus, these trends may vary among species. Nevertheless, to our knowledge, no other study has yet explored if this relationship between home range size and both body mass and sex, as suggested by Grigione et al. (2002), is prevalent in felids.

The Felidae family comprises a monophyletic group with about 38 species from the relatively recent (<11 million years ago) divergence and speciation events that produced successful predatory carnivores worldwide (Nowak 1999; Wozencraft 2005; Johnson et al. 2006). Felids live in a variety of habitats that varies according to the distribution and availability of resources and territoriality determines access to these resources (Rabinowitz and Nottingham 1986). They usually depend on relatively large home ranges for survival (Macdonald and Loveridge 2010), but habitat selection varies across species. *Panthera onca* (jaguars) use different habitat types in the same proportion as available within their home ranges (Scognamillo et al. 2003). In this species, open habitats could be associated with large home ranges (Silveira 2004). *Leopardus pardalis* (ocelots) require dense vegetation cover or forested portions when occurring in open habitats (Sunquist and Ludlow, 1987). The mating system of solitary felids is flexible, and there is interspecific variation regarding the degree of sociability (Sunquist 1981). With the exception of *Panthera leo* (lions) and *Acinonyx jubatus* (cheetahs), most adult felids are intolerant to others adults of the same sex (Bekoff et al. 1984). Adult males keep exclusive territories that show little overlap with those of other males, but they may cover the home ranges of several females (Sunquist 1981; Manfredi et al. 2006). Males usually disperse farther than females, whereas females have smaller home ranges (Greenwood 1980, Sweanor et al. 2000). Thus, it seems that the home range attributes of felids could be strongly influenced by differences between the sexes, and even by habitat type.

The objective of this study was to evaluate the factors driving the home-range size of felids at both inter- and intraspecific levels. At the interspecific level, we tested the influence of body mass on the home range size of 19 species of felids while controlling for phylogeny. At the species level, we

evaluated the effect of sex and habitat (open vs. closed) on the home range size of three species of American felids. *Panthera onca* (Linnaeus 1758) belongs to the *Panthera* lineage; *L. pardalis* (Linnaeus 1758) belongs to the Ocelot lineage; and *P. concolor* (Linnaeus 1771) belongs to the *Puma* lineage, which are among the most well studied in terms of home ranges. We predict that felids with large body masses will have also large home ranges according to the general pattern expected for terrestrial mammals (Lindsted et al. 1986; Kelt and Van Vuren 2001). We also expect that sexual differences in the body mass and home range size will occur because these trends have been previously reported for some felids species (Sweaner et al. 2000; Grigione et al. 2002; Manfredi et al. 2006). Moreover, phylogeny could eventually have a weak influence on the home range size of felids, as sex and habitat could play a more important role on it (see Grigione et al. 2002).

MATERIAL AND METHODS

Data acquisition

We extracted both mean body mass and mean home range data for 19 felid species from the Pantheria database (Jones et al. 2009; Supplementary material 1). We also compiled a database of 43 studies containing information about the home range size, sex, and biome of *P. onca*, *L. pardalis* and *P. concolor*, plus 20 studies with information regarding body mass of the same three species. The studies included in both databases were performed between 1986 and 2010 (Table 1). We used SCOPUS (www.scopus.com) and ISI (www.isiwebofknowledge.com) search tools with the keywords: "*Panthera onca*", "*Leopardus pardalis*", "*Puma concolor*", "mating system", "social system", "home range", "territory", "use of space", "space use", "felids". We discarded articles resulting from the investigation of captive animals. The data compiled in this study represent the entire geographic distribution of these species according to the IUCN (Figure 1).

Table 1. Home range size and mean body mass of the studied felid species based on data from the literature. Asterisks indicate studies of body mass used to test for sexual dimorphism, and numbers in parentheses indicate the number of individuals.

Tabla 1. Tamaño del ámbito hogareño y media de masa corporal de las especies de felinos estudiados basada en datos de la literatura. Asteriscos indican los estudios de masa corporal utilizados para probar dimorfismo sexual y números entre paréntesis indican el número de individuos.

Species	Reference	Biomes	Bodymass (Kg)		Mean Home Range (km ²)	
			Male	Female	Male	Female
<i>Panthera. onca</i>	Schaller & Crawshaw, 1980(A)	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	90 (1)	32.3 (3)
<i>Panthera. Onca</i>	Rabinowitz & Nottingham, 1986 (C)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	33.4 (4)	11 (2)
<i>Panthera. Onca</i>	Crawshaw, 1995 - in Silveira, 2004(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	88.7 (4)	70 (1)
<i>Panthera. Onca</i>	Ceballos et al., 2002(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	36.9 (2)	45.5 (2)
<i>Panthera. Onca</i>	Scognamillo et al., 2002 - in Silveira, 2004(A)	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	130 (1)	49 (2)
<i>Panthera. Onca</i>	Silveira, 2004(E)	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	265 (2)	228 (1)
<i>Panthera. Onca</i>	Cullen et al., 2005(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	102 (2)	87.3 (5)
<i>Panthera. Onca</i>	Soisalo & Cavalcanti, 2006 (C)	Flooded Grassland	-	-	116.5 (4)	58.5 (2)
<i>Panthera. Onca</i>	Cavalcanti & Gese, 2009(B)	Flooded Grassland	-	-	161.4 (5)	63.1 (4)
<i>Panthera. Onca</i>	Crawshaw & Quigley, 1991(A)*	Flooded Grassland	95(1)	72.25(4)	152.4 (1)	139.5 (4)
<i>Panthera. Onca</i>	Scognamillo et al., 2003 (C)*	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	87.5(2)	52(2)	100 (2)	61.3 (2)
<i>Panthera. Onca</i>	Azevedo & Murray, 2007(F)*	Flooded Grassland	99.7 (6)	61.5 (5)	67.4 (3)	38.2 (5)
<i>Panthera. Onca</i>	Cullen <i>et al.</i> , 2005*		94 (2)	64.8(5)	-	-
<i>Panthera. Onca</i>	Hoogesteijn and Mondolfi 1996 – in McDonald and Loveridge, 2010*		104.5(26)	66.9(31)	-	-
<i>Panthera. Onca</i>	Mondolfi & Hoogesteijn, 1986 – in Seymour, 1989*		95(6)	56.3(3)	-	-
<i>Panthera. Onca</i>	Schaller & Vasconcelos, 1978 – in Seymour, 1989*		94.8(6)	77.7(3)	-	-
<i>Panthera. onca</i>	Hoogesteijn & Mondolfi, 1986 – in Jedrzejewski et., 2011*		99.5	76.7	-	-
<i>Leopardus pardalis</i>	Silveira (Unpublished Data) – in MacDonald & Loveridge, 2010	Temperate Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	90.5 (1)	75 (1)
<i>Leopardus pardalis</i>	Tewes, 1986 – in MacDonald & Loveridge, 2010	Temperate Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	12.3 (5)	7 (3)
<i>Leopardus pardalis</i>	Ludlow & Sunquist, 1987 – in MacDonald & Loveridge, 2010	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	10.6 (2)	3.4 (6)
<i>Leopardus pardalis</i>	Konecny, 1989	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	31.2 (1)	14.7 (1)
<i>Leopardus pardalis</i>	Laack, 1991 – in MacDonald & Loveridge, 2010	Temperate Grassland, Savannas and Shrublands	-	-	6.3 (3)	2.9 (3)
<i>Leopardus pardalis</i>	Caso, 1994 – in MacDonald & Loveridge, 2010	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	8.1 (2)	9.6 (2)

<i>Leopardus pardalis</i>	Crawshaw, 1995 (A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	47.79 (9)	16.03 (10)
<i>Leopardus pardalis</i>	Jacob, 2002 – in MacDonald & Loveridge, 2010	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	11.7 (4)	7.2 (4)
<i>Leopardus pardalis</i>	Dillon, 2005(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	20.07 (7)	4.35 (8)
<i>Leopardus pardalis</i>	Di Bitetti et al., 2006(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	13.41 (4)	6 (3)
<i>Leopardus pardalis</i>	Dillon & Kelly, 2008(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	19.73 (2)	18.4 (3)
<i>Leopardus pardalis</i>	Goulart et al., 2009(A)	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	-	-	7.5 (1)	0.4 (2)
<i>Leopardus pardalis</i>	Emmons, 1988(A)*	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forest	10.6 (5)	8.35 (4)	7.0 (5)	1.1 (3)
<i>Leopardus pardalis</i>	Rocha, 2006(A)*	Flooded Grasslands and Savannas	9.9(1)	7.42(5)	5.4 (1)	2.6 (4)
<i>Leopardus pardalis</i>	Rocha, 2004*		-	11.85(2)	7.7(1)	-
<i>Leopardus pardalis</i>	Crawshaw, 1995*		-	13.6(7)	9.8(7)	-
<i>Puma concolor</i>	Logan, 1983(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	320 (2)	67 (4)
<i>Puma concolor</i>	Hemker et al., 1984 – in Silveira, 2004(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	826 (1)	685 (4)
<i>Puma concolor</i>	Smith et al., 1986 – in Silveira, 2004(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	228 (3)	39 (2)
<i>Puma concolor</i>	Hopkins, 1989 – in Silveira, 2004(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	179 (4)	84 (7)
<i>Puma concolor</i>	Waid, 1990 – in Silveira, 2004(A)	Temperate Grassland Savannas and Shrublands	-	-	792 (1)	159 (5)
<i>Puma concolor</i>	Ross & Jalkotzy, 1992(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	334 (6)	140 (21)
<i>Puma concolor</i>	Anderson et al., 1992 – in Silveira, 2004(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	256 (6)	126 (7)
<i>Puma concolor</i>	Cunningham et al., 1995(A)	Deserts and Xeric Shrublands	-	-	196 (5)	109 (2)
<i>Puma concolor</i>	Spreadbury et al., 1996 – in Silveira, 2004(A)	Temperate Coniferous Forest	-	-	151 (2)	55 (4)
<i>Puma concolor</i>	Sweanor et al., 2000(A)	DesertAndXericShrublands	-	-	116.1 (13)	78.5 (21)
<i>Puma concolor</i>	Logan & Sweanor, 2001 – in Silveira, 2004(A)	DesertAndXericShrublands	-	-	188 (24)	72 (30)
<i>Puma concolor</i>	Dickson & Beier, 2002(D)	DesertAndXericShrublands	-	-	479 (2)	81 (12)
<i>Puma concolor</i>	Silveira, 2004(A)	Tropical and Subtropical Grassland	-	-	510 (3)	307 (2)
<i>Puma concolor</i>	Scognamillo et al. 2003 (C)*	Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands	51(2)	25.5(4)	60.5 (2)	30.5 (3)
<i>Puma concolor</i>	Franklin et al., 1999 (C)*	Temperate Broadleaf and Mixed Forest	75.8(4)	47.5(4)	68.5 (4)	69 (4)
<i>Puma concolor</i>	Grigione, et al., 2002 (C)*	Mediterranean forest, woodland and Shrub	53 (11)	32.4 (19)	596 (11)	445 (19)
<i>Puma concolor</i>	Grigione, et al., 2002 (C)*	Mediterranean forest, woodland and Shrub sierra nevada	54(3)	36.3 (6)	325 (5)	95 (22)
<i>Puma concolor</i>	Grigione, et al., 2002 (C)*		-	55 (2)	39 (16)	-
<i>Puma concolor</i>	Sweanor, 1990 – in McDonald & Loveridge, 2010*		-	58.9(10)	30.7(11)	-

<i>Puma concolor</i>	Logan, 1983 – in Lindstedt, 1986*	-	71 (1)	41(1)	-	-
<i>Puma concolor</i>	Neal et al., 1987*	-	55.3(7)	36.5(11)	-	-

*A) Minimum Convex Polygon (MCP) at 100% of locations, B) Minimum Convex Polygon (MCP) at 98% of locations, C) Minimum Convex Polygon (MCP) at 95% of locations, D) Minimum Convex Polygon (MCP) at 85% of locations, E) Minimum Convex Polygon (MCP) at 80% of locations F) Fixed Kernel at 95% of locations, G) Fixed Kernel at 85% of locations.

* Biomes according to Olson et al. 2001

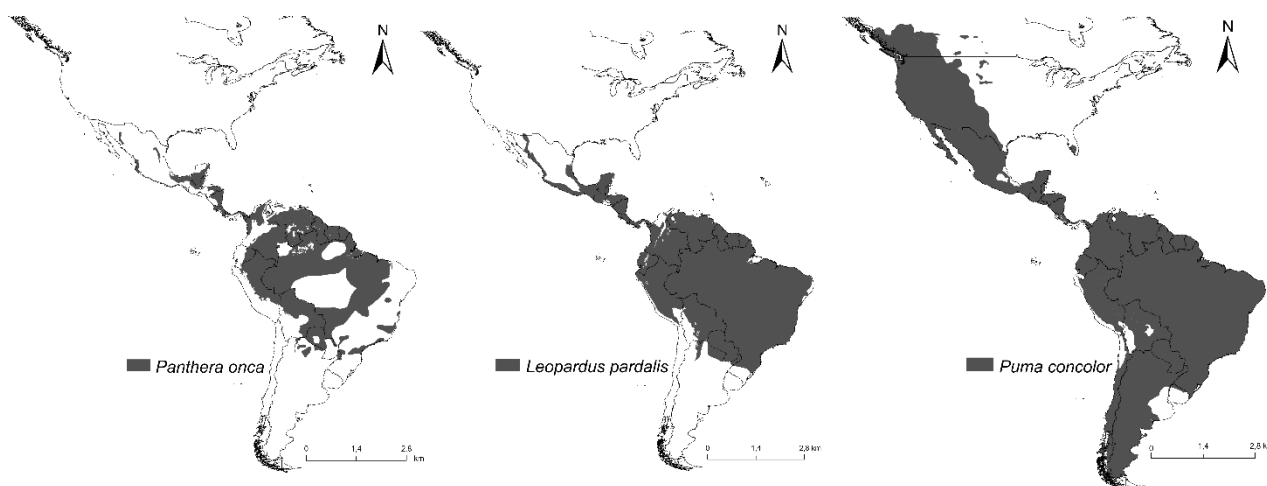


Figure 1. Distribution maps of *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* and *Puma concolor* according to the IUCN (2008).

Figura 1. Mapa de distribución de *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* y *Puma concolor* de acuerdo con la IUCN (2008).

Statistical analyses

Initially, we analyzed the phylogenetic signal for both body mass and home range across the 19 felid species for which we found enough data. For this, we used the Pagel's λ method; Pagel's λ has a natural scale between zero (no correlation between species) and one (correlation between species equal to the Brownian expectation). The value of λ itself is not a correlation, but a scaling factor for a correlation (Pagel 1999). Then, we tested the influence of body mass on home range size, controlling for phylogeny by using a phylogenetic generalized least squares analysis (PGLS). The PGLS is a phylogenetic regression method in which the covariance among specimens as result of phylogeny is expressed in the regression error term (see Martins and Hansen 1997; Grafen 1989). For these phylogenetic analyses we reconstructed the phylogenetic tree of the Felidae according to the most recent phylogeny by Li et al. (2015), using the Mesquite 2.75 software (Maddison and Maddison, 2005) (see Supplementary material 2). We used the mean home range size and mean body mass data available from Pantheria database.

At the species level, we analyzed the differences in body mass and home range size between males and females using a paired *t*-test separately for each of the three species. We used paired *t*-tests because male and female individuals, that were compared, were present in the same local environments, and thus they were affecting each other (not independent). In order to test for differences in home range size of the three species in relation to habitat, we applied a two-way Anova, including sex, habitat, and their interaction as predictor variables. We categorized the habitat data as (0) open habitat (i.e. grasslands, desert and shrubland), and (1) closed habitat (i.e. forests). We did not include *P. concolor* in this analysis due to lack of information in closed habitats.

We used log-transformed variables in all analyses to meet the assumptions of parametric tests. Values of $p < 0.05$ were considered significant. All analyses were conducted using the R environment, version 3.1.3 (09-03-2015; R Development Core Team 2015). The phylogenetic signal and PGLS analyses were performed using the R package picante (Kembel et al. 2010), ape (Paradis et al. 2004), adephylo (Jombart and Dray 2008), ade4 (Dray and Dufour 2007), geiger (Harmon et al. 2008), phytools (Revell 2012), and nlme (Pinheiro et al 2016).

RESULTS

Phylogenetic signal on home range size and body mass in felids

We detected a weak and non-significant phylogenetic signal in both home range (Pagel's $\lambda < 0.001$, $p = 1.00$) and body mass (Pagel's $\lambda = 0.274$, $p = 0.115$) of Felidae, suggesting ecological or other factors affecting them. The PGLS corroborates the Pagel's λ method, showing that body mass had an

influence on home range size of Felidae, even when controlling for the weak phylogenetic signal ($\beta = -0.965$, $t = 2.527$, $df_1 = 19$, $df_2 = 17$, $p = 0.02$). The home range size increased according to the increase in body mass of Felidae (Figure 2).

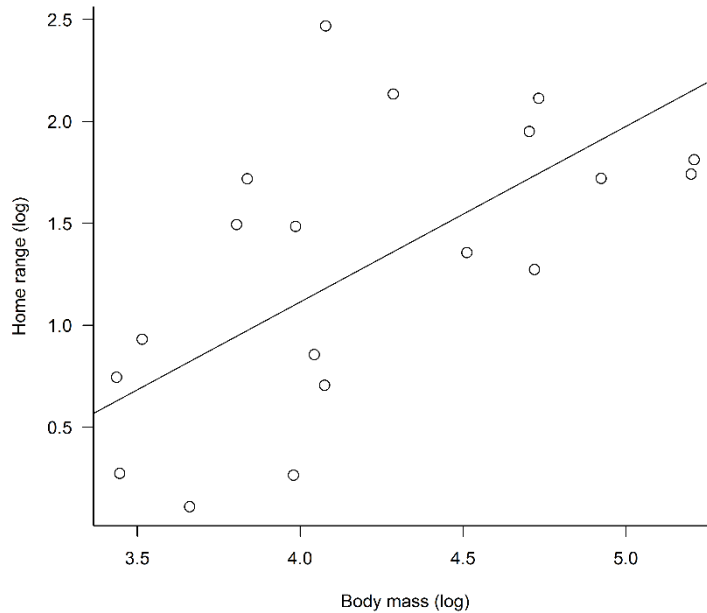


Figure 2. Phylogenetic generalized least squares analysis between the home range ($\log \text{ km}^2$) of felid species and their body mass ($\log \text{ g}$).

Figura 2. Análisis filogenético de los mínimos cuadrados generalizados entre el ámbito hogareño de las especies ($\log \text{ km}^2$) y la masa corporal ($\log \text{ g}$).

Effects of sex on body mass and home range size

Males of the three species have larger body mass than females (*P. onca* $t = 8.544$, $df = 14$, $p < 0.001$; *L. pardalis* $t = 7.868$, $df = 6$, $p < 0.004$; *P. concolor* $t = 11.524$, $df = 14$, $p < 0.001$) (Figure 3). Male home ranges are also larger than those of females for the three felid species (*P. onca* $t = 4.064$, $df = 22$, $p < 0.001$; *L. pardalis* $t = 4.612$, $df = 26$, $p < 0.001$; *P. concolor* $t = 6.409$, $df = 32$, $p < 0.001$) (Figure 4).

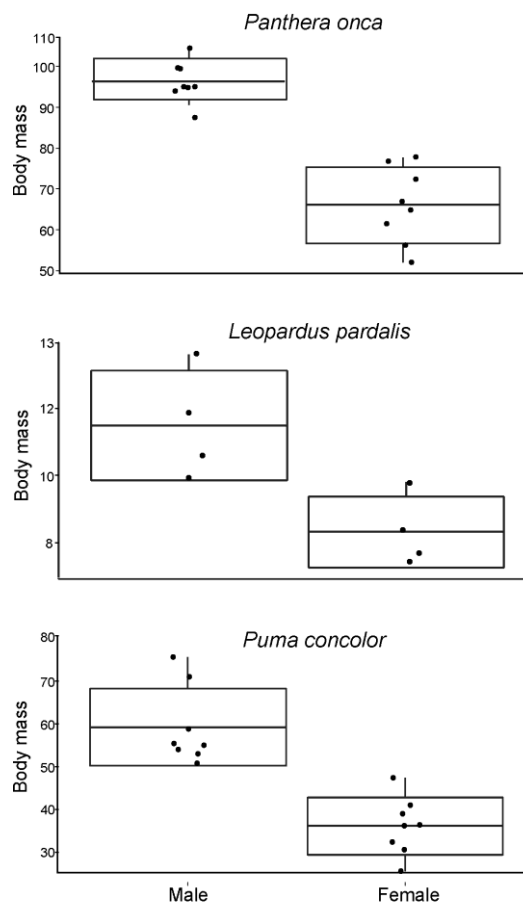


Figure 3. Body mass of males and females of *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* and *Puma concolor*. Boxplot indicates mean, standard deviation (box), and maximum and minimum values (vertical bar). Data used to generate the boxplots were included without log transformation as a merely illustrative case, but the main analyses in the text were done with log-transformed data.

Figura 3. Dimorfismo sexual entre especies. Boxplot indican los valores de la media, desviación estándar (caja) y valores máximos y mínimos (barra vertical). Los datos usados para generar el boxplot se hicieron sin transformación logarítmica como un caso meramente ilustrativo, pero los principales análisis en el texto se realizaron con datos log transformados.

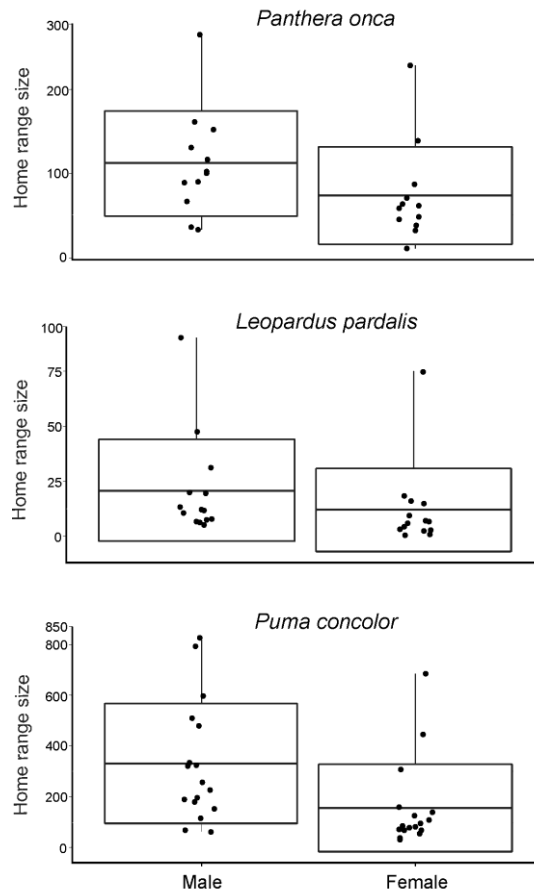


Figure 4. Home range sizes of males and females of *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* and *Puma concolor*. Boxplot indicates mean, standard deviation (box), and maximum and minimum values (vertical bar). Data used to generate the boxplots were included without log transformation as a merely illustrative case, but the main analyses in the text were done with log-transformed data. Figura 4. Ámbito hogareño entre machos y hembras de las especies estudiadas. Boxplot indican los valores de la media, desviación estándar (caja) y valores máximos y mínimos (barra vertical). Los datos usados para generar el boxplot se hicieron sin transformación logarítmica como un caso meramente ilustrativo, pero los principales análisis en el texto se realizaron con los datos log transformados.

Effects of habitat type on home range size

The ANOVA revealed significant differences in the home range size between open and closed habitats for *P. onca* ($F = 5.337, df = 22, p = 0.031$). Thus, the home range of this species is larger in open habitats than in closed habitats (Figure 5). However, the interaction between sex and habitat was not significant ($F = 0.291, df = 22, p = 0.595$). There was no difference in home range size between habitat types for *L. pardalis* ($F = 0.885, df = 26, p = 0.356$) neither there was any interaction between sex and habitat ($F = 0.031, df = 26, p = 0.861$).

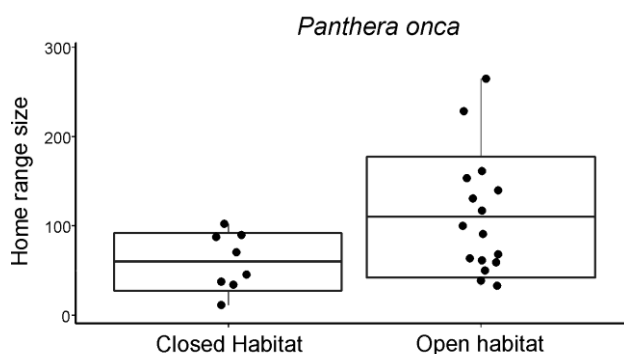


Figure 5. Home range size of *P. onca* in open and closed habitats. Boxplot indicates mean, standard deviation (box), and maximum and minimum values (vertical bar). Data used to generate the boxplot were included without log transformation as a merely illustrative case, but the main analyzes in the text were done with log-transformed data.

Figura 5. Ámbito hogareño de la especie *P. onca* en ambiente abierto y cerrado. Boxplot indican los valores de la media, desviación estándar (caja) y los valores máximos y mínimos (barra vertical). Los datos usados para generar el boxplot se hicieron sin transformación logarítmica como un caso meramente ilustrativo, pero los principales análisis en el texto se realizaron con los datos log transformados.

DISCUSSION

The home-range size of Felidae showed a positive correlation with body mass, and this remains true after accounting for phylogeny, meaning that other environmental (e.g. habitat, food supply) and intrinsic factors (i.e. sex, body mass) are likely to be affecting this home-range size variation. As expected, our results support the general pattern of positive association between home range size and body mass for terrestrial mammals (Lindsted et al. 1986; Kelt and Van Vuren 2001). This relationship between home range size and body mass may be a consequence of energetic requirements (McNab 1963; Gittleman and Harvey 1981). Particularly, large-bodied animals need to increase their home ranges to access more resources to meet their metabolic rates and ensure their survival, especially during critical biological periods (Lindsted et al. 1986; Ferguson et al. 1999). Moreover, carnivorous species that include large proportions of meat in their diets also tend to have larger home ranges than those ones with a more generalist diet (Gittleman and Harvey 1981). Moreover, felids are predominantly carnivorous (Emmons 1987; González and Miller 2002; Novack et al. 2005), and thus many of them need to adjust their home ranges in function of the abundances and spatial distributions of their main prey (Lindsted et al. 1986; Crawshaw and Quigley 1991; Grigione et al. 2002; Dillon and Kelly 2008). Therefore, these differences in the felid home-range sizes may reflect both their differences regarding body size and the necessary movements to find their prey.

At intraspecific level, we found that the home range size of males is larger than that of females for *P. onca*, *L. pardalis* and *P. concolor*. In addition to larger home ranges, males of these three felids species have also larger body masses than females. Sexual dimorphism in mammals is often associated with intense competition among males for the access to estrous females (Weckerly 1998). Moreover, sexual dimorphism also tends to increase in species with polygynous mating system as occurs in felids (Plavcan 2000; Cavalcanti and Gese 2009). Thus, these results may be related to the reproductive aspects of these solitary felids. In general, home range sizes of females are strongly influenced by their own metabolic demands (e.g. during pregnancy), while home range sizes of males are determined by the availability of food and mates (females) distribution (Sandell 1989; Silveira 2004; Astete et al. 2008). In this regard, adult males of felids with large home ranges could increase the likelihood of overlapping with more females with which they potentially can mate (Greenwood 1980; Lindsted et al. 1986; Sweanor et al. 2000). Furthermore, males generally exhibit intense competition for territories that are

actively marked and patrolled by single dominant males that expel other males, if necessary (VanValkenburgh and Sacco 2002). Therefore, both the larger male body masses and home ranges of these felids may represent responses not only in relation to their metabolic requirements (as in females) but also in terms of intraspecific competition (Heske and Ostfeld 1990; Silveira 2004).

We also found that home range size of *P. onca* is larger in open habitats than in closed, forested habitats. Since jaguars are opportunistic feeders, their spatial dynamics likely reflect those of their prey (Crawshaw and Quigley 1991). In general, jaguars tend to kill larger prey in open habitats when compared to prey kill in closed habitats (Rabinowitz and Nottingham 1986; Iriarte et al. 1990; Astete et al. 2008). For instance, Crawshaw and Quigley (1991) showed that jaguars living in Pantanal wetland (i.e. open habitat) prey mostly on large and highly mobile species. Meanwhile, jaguars in forests of Belize prey on small and less mobile species (Rabinowitz and Nottingham 1986). Still, in closed habitats some prey of jaguars are vertically distributed in the arboreal stratum (e.g. monkeys, sloths, birds) or associated to water bodies like caimans, as occurs in flooded forest of the Amazon basin (Garla et al. 2001; Nunez et al. 2002; Astete et al. 2008). Meanwhile, in open habitats the prey of jaguars consist mainly of cursorial species such as deer, tapirs and capybaras (Rabinowitz and Nottingham 1986; Silveira 2004; Astete et al. 2008). Moreover, the body mass itself could be another factor influencing these differences in home range size between habitats because jaguars also tend to be larger in open areas, in regard to body mass, than in forested areas (Silveira 2004). This implies that jaguars living in open habitats should require more food, and their large home ranges are a consequence of their foraging movements.

In resume, we observed that the home range size of felids was positively correlated with body mass, regardless of shared ancestry, meaning that the environment (e.g. habitat) or intrinsic (sex, body mass) factors could play a major role in determining such variation in this family. Overall, our results support previous findings that larger home ranges are associated with larger body sizes in animals that require large amounts of resources, or specific resources (such as prey for felids) to meet their metabolic demands. At the intraspecific level, we confirmed that both the body mass and home range of males are larger than those of females for *P. onca*, *P. concolor*, and *L. pardalis*. These results suggest that large body masses and home ranges can represent strong advantages related to sexual selection in male felids. Moreover, our results also show that the home range size of *P. onca* increases in open habitats (i.e. grasslands, deserts and shrublands), likely as a response to the sparse spatial distribution of prey as well as to its higher metabolic requirements linked to its proportionally larger body size in such habitats.

Acknowledgements

Our thanks to Ismari Ramírez from the Programa de Pósgraduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul for her help in translating the abstract to Spanish. Renata F. Machado and Carla D. Hendges were supported by CAPES with a scholarship. Nilton Cáceres is a researcher fellow in Ecology, granted by the Brazilian Agency for Scientific Research (CNPq).

References

- Akbar, Z. and Gorman, M. L. 1993. The effect of supplementary feeding upon the sizes of home ranges of woodmice *Apodemus sylvaticus*, living on a system of maritime sand-dunes. *Journal of Zoology* **231**: 233-237.
- Animal Diversity Web (ADW). Disponible en: <http://animaldiversity.org/>.
- Astete, S., Sollmann, R., L. Silveira, 2008. Comparative ecology of jaguars in Brazil. *Cat News Special* **4**: 9-14.
- Azevedo, F. C. C. and D. L. Murray. 2007. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological Conservation* **137**: 391-402.
- Bekoff, M., T. J. Daniels, and J. L. Gittleman. 1984. Life history patterns and comparative social ecology of carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:191-232.
- Blomberg, S. P. and T. Garland. 2002. Tempo and model in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* **15**:899-910.
- Cavalcanti, S. M., and E. M. Gese. 2009. Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy* **90**: 935-945.
- Ceballos, G., C. Chávez, A. Rivera, C. Manterola, and B. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. Pages 403-417 in Medellín, R. A.: El jaguar en el nuevo milenio.
- Crawshaw, P. G., and H. B. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* **223**:357-370.
- Crawshaw, P. G. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Dissertation. University of Florida.
- Cullen Jr, L., K. C. Abreu, D. Sana, and A. F. D. Nava. 2005. Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil. *Natureza e Conservação* **3**:124-146.
- Cunningham, S. C., L. A. Haynes, C. Gustavson, and D. D. Haywood. 1995. Evaluation of the interaction between mountain lions and cattle in the Aravaipa-Klondyke area of southeast Arizona: a final report. Technical report/Arizona Game and Fish Dept., Research Branch (USA).
- Damuth, J. 1981. Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. *Biological Journal of the Linnaean Society* **15**: 185-193.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, and C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* **270**:153-163.
- Dickson, B. G., and P. Beier. 2002. Home-Range and Habitat Selection by Adult Cougars in Southern California. *The Journal of Wildlife Management* **66**:1235-1245.
- Dillon, A. 2005. Ocelot density and home range in Belize, Central America: camera-trapping and radio telemetry. Tesis doctoral. Virginia Polytechnic Institute and State University.

Dillon, A., and M. J. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology* **275**:391–398.

Dray, S., and Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**:1-20.

Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral ecology and sociobiology* **20**:271-283.

Emmons, L. H. 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* **43**: 133- 157.

Emmons, L.H., P. Sherman, D. Bolster, A. Goldizen, and J. Terborgh. 1989. Ocelot behavior in moonlight. *Neotropical Mammal* 1989:233-242.

Felsenstein, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**:445–471.

Ferguson, S., M. Taylor, E. Born, A. Rosing-Asvid, and F. Messier. 1999. Determinants of Home Range Size for Polar Bears (*Ursus maritimus*). *Ecology Letters* **2**:311–318.

Franklin, W. L., W. E. Johnson, R. J. Sarno, and J. A. Iriarte. 1999. Ecology of the Patagonia puma *Felis concolor patagonica* in southern Chile. *Biological Conservation* **90**:33–40.

Garla, R. C., E. Z. F. Setz, and N. Gobbi. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) Food Habits in Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. *Biotropica* **33**:691-696.

Gittleman, J. L., P. H. Harvey. 1981. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**:57-63.

González, C. A. L., and B. J. Miller. 2002. Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey?. *Western North American Naturalist* 218-222,

Goulart, F., M. E. Graipel, M. Tortato, I. Ghizoni-Jr, L. G. Oliveira-Santos, and N. Cáceres. 2009. Ecology of the ocelot (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Southern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* **4**:137–143.

Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. **326**: 119–157.

Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**:1140–1162.

Grigione, M. M., P. Beier, R. A. Hopkins, D. Neal, W. D. Padley, C. M. Schonewald, and M. L. Johnson. 2002. Ecological and allometric determinants of home-range size for mountain lions (*Puma concolor*). *Animal Conservation* **5**:317–324.

Harestad, A. S., and F. L. Bunnell. 1979. Home Range and Body Weight-A Reevaluation. *Ecology* **60**:389–402.

Harmon, L. J., J. T. Weir, C. D. Brock, R. E. Glor, and W. Challenger. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* **24**:129–131.

- Heske, E. J., and R. S. Ostfeld. 1990. Sexual Dimorphism in Size, Relative Size of Testes, and Mating Systems in North American Voles. *Journal of Mammalogy* **71**:510–519.
- Iriarte, J. A., L. F. William, E. J. Warren, H. R. Kent. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* **85**:185-190.
- Jedrzejewski, W., M. Abarca, A. Vilorio, H. Cerda, D. Lew, H. Takiff, E. Abada, P. Velozo, and K. Schmidt. 2011. Jaguar Conservation in Venezuela against the backdrop of current knowledge on its biology and evolution. *Interciência* **36**: 954–966.
- Johnson, W. E. 2006. The Late Miocene Radiation of Modern Felidae: A Genetic Assessment. *Science* **311**:73–77.
- Jombart, T., and S. Dray. 2008. ade4: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.
- Jones, K. E., J. Bielby, M. Cardillo, et al. 2009. Pantheria: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*: **90**, 2648.
- Kelt, D. A., and D. H. V. Vuren. 2001. The Ecology and Macroecology of Mammalian Home Range Area. *The American Naturalist* **157**:637–645.
- Kembel, S. W., P.D. Cowan, M.R. Helmus, W.K. Cornwell, H. Morlon, D.D. Ackerly, S.P. Blomberg, and C.O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* **26**:1463-1464
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *Advances in Neotropical Mammalogy* **1989**:243-264.
- Li, G., B. Davis, E. Eizirik, and W. Murphy. 2015. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (*Felidae*). *Genome research* **26**:1-11.
- Lindstedt, S. L., B. J. Miller, and S. W. Buskirk. 1986. Home Range, Time, and Body Size in Mammals. *Ecology* **67**:413–418.
- Logan, K. A., L. L. Irwin, and R. Skinner. 1986. Characteristics of a hunted mountain lion population in Wyoming. *The Journal of wildlife management* **50**:648-654.
- Macdonald, D.W., and A. J. Loveridge. 2010. The biology and conservation of wild felids. Vol. 2. Oxford University Press.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03. <http://mesquiteproject.org/>.
- Manfredi, C., L. Soler, M. Lucherini, and E. B. Casanave. 2006. Home range and habitat use by Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in a wet grassland in Argentina. *Journal of Zoology* **268**:381–387.
- Martins, E. P., and T. F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* **149**: 646–667.
- McLoughlin, P. D., and S. H. Ferguson. 2000. A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience* **7**:123-130.

- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist*, **97**: 133-140.
- Neal, D. L., G. N. Steger, and R. C. Bertram. 1987. Mountain lions: preliminary findings on home-range use and density in the central Sierra Nevada. Vol. 392. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station.
- Nilsen, E. B., I. Herfindal, and J. D. C. Linnell. 2005. Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Ecoscience***12**:68–75.
- Nowak, R. M. 1999. *Walker's mammals of the world*. Vol.1. Page 313. Johns Hopkins University press.
- Novack, A., B. M. Martin, M. E. Sunkist, and F. R. Labisky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology* **267**:167-178, 2005.
- Nunez, R., B. Miller, and F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. In: Medellín, R. A., C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, and A. Taber, editores), pp. 107-126. *Jaguars in the new millennium. A status assessment, priority detection, and recommendations for the conservation of jaguars in the Americas*. Mexico D. F., UNAM/WCS.
- Pagel, Mark. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* **401**:877-884.
- Paradis E., J. Claude and K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289-290.
- Perry, G., and T. Garland. 2002. Lizard Home Ranges Revisited: Effects of Sex, Body Size, Diet, Habitat, and Phylogeny. *Ecology* **83**:1870.
- Pinheiro J., D. Bates, S. Deb Roy, D. Sarkar, and R Core Team (2016). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-128, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Plavcan, J. 2000. Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *Journal of Human Evolution* **39**:327–344.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz, A. R., B. G. Nottingham. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* **210**: 149–159.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* **3**:217-223.
- Ross, P. I., and M. G. Jalkotzy. 1992. Characteristics of a hunted population of cougars in southwestern Alberta. *The Journal of wildlife management*, 417-426.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Gittleman J. L. (Ed.). Cornell University Press, New York, USA, pp. 164 - 182.

- Scognamillo, D. I. E., M. Maxit, M. E. Sunquist, and L. Farrell. 2002. Jaguar ecology and the problem of cattle predation in Hato Pinero, Venezuela. *In* : El jaguar en el Nuevo milenio p.139.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist, J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* **259**: 269-279.
- Seymour, K. L. 1989. *Panthera onca*. Mammalian Species Archive, **340**:1-9.
- Schaller, G. B., and J. M. C. Vasconcelos. 1978. Jaguar predation on capybara. *Z. Säugetierk* **43**:296-301.
- Schaller, G. B., and P. G. Crawshaw Jr. 1980. Movement Patterns of Jaguar. *Biotropica* **12**:161-168.
- Silveira, L. 2004. Ecologia comparada e conservação da onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília.
- Soisalo, M. K., and S. M. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* **129**:487-496.
- Sunquist, M. E. 1981. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions to Zoology*. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C. **336**:1-98.
- Sunquist, M. E., and M. E. Ludlow. 1987. Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research* **3**:447-461.
- Sweaner, L. L., K. A. Logan, M. G. Hornocker. 2000. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology* **14**: 798-808.
- Tufto, J., R. Andersen, and J. Linnell. 1996. Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer. *The Journal of Animal Ecology* **65**:715.
- Van Valkenburgh, B. V. 1999. Major Patterns In The History Of Carnivorous Mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **27**:463-493.
- Van Valkenburgh, B. V., and T. Sacco. 2002. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**:164-169.
- Weckerly, F. W. 1998. Sexual-Size Dimorphism: Influence of Mass and Mating Systems in the Most Dimorphic Mammals. *Journal of Mammalogy* **79**:33-52.
- Wozencraft, W. 2005. Order Carnivora. *In*: Wilson D. E., and D. M. Reeder. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Vol. 1. Johns Hopkins University press.

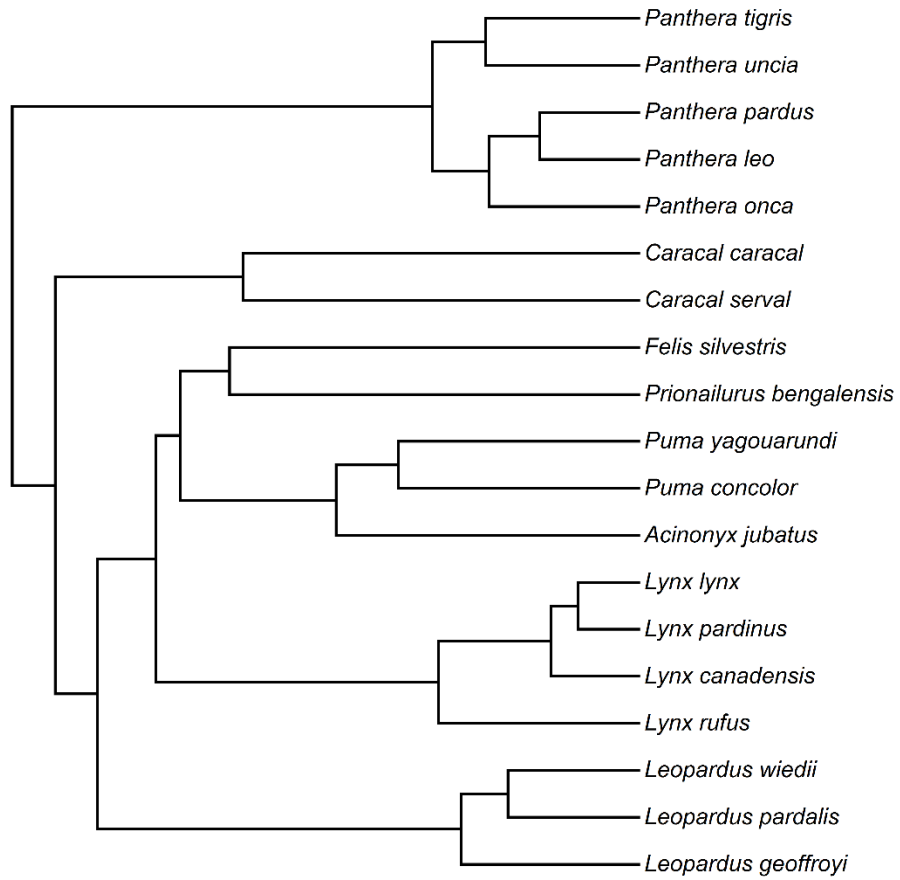
Supplementary Material

Supplementary material 1. Pantheria database regarding the home range and body mass data used in phylogenetic generalized least squares analysis and phylogenetic signal analyses.

Material suplementario 1. Datos de Pantheria del ámbito hogareño y masa corporal utilizados en el análisis de los mínimos cuadrados generalizados filogenéticos y señal filogenética.

Species	Home range size (km ²)	Body mass (g)
<i>Acinonyx jubatus</i>	89	50500.00
<i>Caraca lcaracal</i>	294	11964.38
<i>Caracal serval</i>	2	11999.96
<i>Felis silvestres</i>	1	4573.08
<i>Leopardus wiedii</i>	8	3270.81
<i>Leopardus geoffroyi</i>	6	2730.00
<i>Leopardus pardalis</i>	5	11880.00
<i>Lynx canadenses</i>	31	9682.82
<i>Lynx lynx</i>	136	19300.00
<i>Lynx pardinus</i>	7	11050.00
<i>Lynx rufus</i>	31	6374.47
<i>Panthera leo</i>	55	158623.93
<i>Panthera onca</i>	52	83943.09
<i>Panthera pardus</i>	19	52399.99
<i>Panthera tigris</i>	65	161914.66
<i>Panthera uncia</i>	23	32500.00
<i>Prionailurus bengalensis</i>	2	2790.00
<i>Puma concolor</i>	128	53954.05
<i>Puma yagouarundi</i>	52	6875.00

Supplementary material 2. Phylogenetic tree of the Felidae, according to Li et al. (2015).
Material suplementario 2. Árbol filogenético de Felidae de acuerdo con Li et al. (2015)



6 DISCUSSÃO GERAL

Nosso estudo mostra que os representantes das famílias Phyllostomidae e Procyonidae que ocorrem em bioma aberto, em geral, apresentam maiores tamanhos corporais do que aqueles ocorrem em biomas fechados, com forte influência alométrica nas estruturas cranianas. A redução do tamanho do corpo em espécies que ocorrem em florestas pode estar relacionada com a dificuldade em mover-se rapidamente através de vegetação densa (HUXLEY, 1942). Grandes tamanhos corporais estão relacionados com formações abertas (DE VIVO e CARMIGNOTTO, 2004). Como o tamanho corporal é mantido pelo fornecimento de alimentos suficientes (WIGGINTON e DOBSON, 1999), as vegetações abertas permitem que animais com maiores tamanhos corporais andem por uma área maior e assim, aumentem suas chances de encontrar alimentos (PENNYCUICK, 1979; GARLAND, 1983) e também subjugar presas, já que em biomas abertos também são encontradas presas com maiores tamanhos corporais (DE VIVO e CARMIGNOTTO, 2004).

Representantes das famílias Procyonidae, Felidae e Phyllostomidae mostraram variações na forma do crânio, com área do músculo temporal, bula timpânica e caixa craniana maiores em bioma aberto, destacando-se características contrárias em bioma fechado. Maior área do músculo temporal indica relação com uma maior força de mordida (CHRISTIANSEN e ADOLFSSSEN, 2005; CHRISTIANSEN, 2008), o que pode ser relacionado a determinadas dietas, como por exemplo, a necessidade dos carnívoros de subjugar presas proporcionalmente maiores em biomas abertos (DE VIVO e CARMIGNOTTO, 2004; CHRISTIANSEN, 2008) ou à adaptação ao consumo de certos tipos de itens alimentares, como frutos duros, comuns em ambientes sazonais secos ou menos produtivos (LUCAS et al., 1985; SOUTO-LIMA e MILLIEN, 2014).

O representante da família Phyllostomidae é a espécie que apresenta maior magnitude de modificação da forma quando passa de um ambiente para outro e exibiu direção da trajetória fenotípica diferente dos demais grupos dentro do gradiente ambiental. Essa separação mostrada pelos vetores evolutivos entre o grupo de carnívoros e morcegos filostomídeos pode ser resultado, não somente da maior distância filogenética, mas de fatores como: a radiação adaptativa paralela sofrida pela família Phyllostomidae (FREEMAN, 2000; DUMONT, 2007), a grande variedade de estratégias tróficas dos 53 gêneros pertencentes a esta família (WETTERER et al., 2000; NOGUEIRA e PERACCHI, 2003), a capacidade de ecolocalização

(JONES e TEELING, 2006) e o fato de os morcegos serem os únicos mamíferos com capacidade de voo (DUMONT et al., 2005; DUMONT, 2007).

Encontramos variação no tamanho corporal das espécies em relação ao clima para as espécies *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*, que se correlacionaram fortemente com a precipitação, porém com *P. onca* apresenta maior correlação com a temperatura. Esses resultados corroboram o que já foi descrito para felídeos, que o tamanho é inversamente correlacionado com a precipitação anual média, ou seja, maiores felídeos ocorrem em áreas mais secas (GAY e BEST, 1996). Foi detectada influência da alometria para as *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*, o que podem refletir em variações morfométricas relacionadas à biomecânica da força de mordida, estando relacionada com a captura e forma como matam suas presas, e também as diferenças no tamanho das presas (SICURO e OLIVEIRA, 2011).

Como era esperado, o espaço exerceu maior influência do que o ambiente sobre a variação do tamanho do que sobre a forma das espécies aqui estudadas, devido ao tamanho apresentar maior plasticidade e adaptação (CARDINI e ELTON, 2009; CARDINI et al., 2007). Sabe-se também que espécies com larga distribuição geográfica podem apresentar diferenças no tamanho do corpo associada a suas dietas e distribuição das presas (NOWELL e JACKSON, 1996; SUNQUIST e SUNQUIST, 2002). Podemos citar nesse contexto a espécie *P. concolor*, que é um carnívoro generalista altamente adaptável a uma vasta gama de presas e habitats, que em regiões temperadas da América do Norte se alimenta de presas grandes, como veados, enquanto que na América Central, se alimenta de diferentes espécies de pequeno e médio porte (IRIARTE, 1990).

A existência de um gradiente ambiental entre latitudes (DAVIES et al., 2009) pode influenciar a distribuição das presas no ambiente e já foi constatado que grandes felídeos se alimentam de presas grandes em latitudes maiores latitudes (IRIARTE, 1990), fato que pode influenciar também as demais espécies de felídeos aqui estudadas a variarem em sua forma para ter acesso ao número maior de itens alimentares. O clima apresentou relações significativas para a amostra total das espécies; para machos de *P. onca*, *L. pardalis*, fêmeas de *L. pardalis* e *P. concolor*. A necessidade dos carnívoros de subjugar presas proporcionalmente maiores (CHRISTIANSEN, 2008) que são comuns em ambientes sazonais secos ou menos produtivos (James, 1970) levam as espécies a se adaptarem para terem focinhos mais curtos, crânios maiores e maior área do músculo temporal, características que indicam relação com uma maior força de mordida (CHRISTIANSEN e ADOLFSEN, 2005; CHRISTIANSEN, 2008), características que coincidem com nossos resultados, que mostram que em ambientes mais frios, mais secos e menos produtivos as populações aqui estudadas apresentam características

ligadas a uma maior força mastigatória, com crânio mais robusto e focinho curto (KLEIMAN, 1972; VAN VALKENBURGH, 1991).

Diferenças fenotípicas entre espécies intimamente relacionadas, como as três espécies de felídeos aqui estudados, são muitas vezes difíceis de serem quantificadas e, quando observadas, podem refletir fatores externos (CAUMUL e POLLY, 2005) como, por exemplo, o clima (MACHADO e HINGST-ZAHER, 2009; MARTINEZ et al., 2013; BUBADUÉ et al., 2016), que foi estudado aqui, e o deslocamento de caráter (SEIDENSTICKER, 1976; BERTRAM, 1982; DAYAN et al., 1990).

O tamanho da área de vida de Felidae mostrou uma correlação positiva com a massa corporal que permanece após controlar a filogenia, o que significa que fatores ambientais (por exemplo, habitat, abastecimento alimentar) e intrínsecos (sexo, massa corporal) podem afetar a variação no tamanho da área de vida. Esta relação entre o tamanho da área de vida e a massa corporal pode ser uma consequência de exigências energéticas (MCNAB, 1963; GITTLEMAN e HARVEY, 1981), pois animais que apresentam maiores tamanhos corporais precisam aumentar suas áreas de vida para ter acesso a mais recursos e garantir sua sobrevivência (LINDSTED et al., 1986). Além disso, espécies de carnívoros precisam ajustar suas áreas de vida em função da abundância e distribuição espacial de suas principais presas (LINDSTED et al., 1986, CRAWSHAW e QUIGLEY, 1991; GRIGIONE et al., 2002; DILLON e KELLY, 2008).

Em nível intraespecífico, verificou-se que o tamanho da área de vida e massa corporal de machos é maior que o de fêmeas para *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*. O dimorfismo sexual em mamíferos é frequentemente associado à intensa competição entre machos pelo acesso a fêmeas em estro (WECKERLY, 1998) e em espécies poligínicas, como no caso dos felídeos, o dimorfismo no tamanho corporal tende a aumentar (PLAVCAN, 2000; CAVALCANTI e GESE, 2009). Os tamanhos das áreas de vida de machos são determinados pela disponibilidade de distribuição de alimentos e de fêmeas com as quais podem potencialmente acasalar (GREENWOOD, 1980; LINDSTED et al., 1986; SANDELL, 1989; SILVEIRA, 2004; ASTETE et al., 2008), Exibindo uma intensa competição por territórios com outros machos (VAN VALKENBURGH e SACCO, 2002).

O tamanho da área de vida de *P. onca* é maior em habitats abertos do que em habitats fechados e florestados. Em geral, onças tendem a matar presas maiores em habitats abertos (RABINOWITZ e NOTTINGHAM, 1986; IRIARTE et al., 1990; ASTETE et al., 2008). Em habitats abertos, as presas de onça-pintada consistem principalmente em espécies cursóricas,

tais como veados, antas e capivaras (RABINOWITZ e NOTTINGHAM, 1986). *Panthera onca* apresentou maiores massas corporais em ambientes abertos, que pode influenciar as diferenças no tamanho da área de vida (SILVEIRA, 2004), podendo-se inferir que onças que vivem em habitats abertos devem exigir mais alimentos, e suas grandes áreas de vida são uma consequência de seus movimentos de forrageamento.

7 CONCLUSÃO GERAL

A partir dos resultados obtidos nos três estudos pode-se concluir que:

O ambiente no qual o animal está inserido pode ser considerado como um fator de diferenciação do tamanho e da forma do crânio de algumas espécies de mamíferos sul-americanos que estão dentro e fora da Floresta Amazônica.

As espécies de Procyonidade e Phyllostomidae na América do Sul apresentaram maiores tamanhos corporais em biomas abertos do que em biomas fechados.

A forma do crânio de Procyonidade, Phyllostomidae e fêmeas de Felidae apresentaram maior complexidade em biomas abertos.

Foi constatada a influência da alometria na forma do crânio da maioria das espécies.

O representante da família Phyllostomidae foi a espécie que mais se diferenciou na transição entre bioma aberto e fechado.

Há diferenças no tamanho e forma do crânio entre as *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor*.

O efeito da alometria foi observado para as espécies *Panthera onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*.

Há forte influência geográfica no tamanho do crânio de *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor*.

Há forte influência ambiental no tamanho e forma do crânio de *Panthera onca*, *Leopardus pardalis* e *Puma concolor*.

O tamanho da área de vida de felídeos é positivamente correlacionado com a massa corporal, independentemente da filogenia.

Em nível intraespecífico, tanto a massa corporal quanto a área de vida dos machos são maiores do que as das fêmeas para *P. onca*, *L. pardalis* e *P. concolor*.

O tamanho da área de vida de *P. onca* aumenta em habitats abertos.

A massa corporal de *P. onca* é maior em áreas abertas.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. C.; COLLYER, M. L. A general framework for the analysis of phenotypic trajectories in evolutionary studies. **Evolution**, v. 63, n. 5, p. 1143–1154, 2009.
- ASTETE, S.; SOLLMANN, R.; SILVEIRA, L. Comparative ecology of jaguars in Brazil. **Cat News Special**, v. 4, p. 9-14, 2008.
- BERTRAM, B. C. R. Leopard ecology as studied by radio tracking. **Symposia of Zoological Society of London**, v. 49, p. 341-352, 1982.
- BLACKBURN, T. M.; GASTON, K. J.; LODER, N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. **Diversity and distributions**, v. 5, n. 4, p. 165-174, 1999.
- BLOIS, J. L.; HADLY, E. A. Mammalian response to Cenozoic climatic change. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 37, p. 181-208, 2009.
- BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmark data**. New York: University of Cambridge Press, 1991. 435p.
- BUBADUÉ, J. M. et al. Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? **Evolutionary biology**, v. 43, n.2, p. 145-159, 2016.
- BURT, W. H. Territoriality and home ranges as applied to mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 24, n. 3, p. 346-352, 1943.
- CÁCERES, N. C. Use of the space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 315-322, 2003.
- CARDINI, A.; JANSSON, A. U.; ELTON, S. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1663–1678, 2007.
- CARDINI, A.; ELTON, S. Geographical and taxonomic influences on cranial variation in red colobus monkeys (Primates, Colobinae): introducing a new approach to ‘morph’ monkeys. **Global Ecology and Biogeography**, v.18, n.2, p. 248-263, 2009.
- CAUMUL, R.; POLLY, P. D. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). **Evolution**, v. 59, n. 11, p. 2460-2472, 2005.
- CAVALCANTI, S. M.; GESE, E. M. Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 90, n. 4, p. 935-945, 2009.
- CHEVERUD, J. M. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. **American Naturalist**, v. 145, n. 1, p. 63-89, 1995.

CHRISTIANSEN, P.; ADOLFSSON, J. S. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). **Journal of Zoology**, v. 266, n. 2, p. 133–151, 2005.

CHRISTIANSEN, P. Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae). **PLoS One**, v. 3, n. 7, p. 2807, 2008.

CRAWSHAW, P. G.; QUIGLEY, H. B. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. **Journal of Zoology**, v. 223, n. 3, p. 357–370, 1991.

DAYAN, T. et al. Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. **The American Naturalist**, v. 136, n. 1, p. 39-60, 1990.

DAVIES, T.J.; PURVIS, A.; GITTLEMAN, J.L. Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. **The American Naturalist**, v. 174, p. 297–307, 2009.

DE VIVO, M.; CARMIGNOTTO, A. P. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. **Journal Biogeography**, v. 31, n. 6, p. 943–957, 2004.

DILLON, A.; KELLY, M. J. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. **Journal of Zoology**, v. 275, n. 4, p. 391–398, 2008.

DUMONT, E. R.; PICCIRILLO, J.; GROSSE, I. R. Finite- element analysis of biting behavior and bone stress in the facial skeletons of bats. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, v. 283, n. 2, p. 319-330, 2005.

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

ESWARAKUMAR, V. P. et al. The IIIc alternative of Fgfr2 is a positive regulator of bone formation. **Development**, v. 129, n. 16, 3783-3793, 2002.

FRECKLETON, R. P.; JETZ, W. Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1654, p. 21–30, 2009.

FREEMAN, P. W. Macroevolution in Microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. **Evolutionary Ecology Research**, v. 2, n. 3, p. 317-333, 2000.

FORNEL, R. **Evolução na Forma e Tamanho do Crânio no Gênero Ctenomys (Rodentia: Ctenomyidae)**. 2010. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) -Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 2010.

GAY, S. W.; BEST, T.L. Relationships between abiotic variables and geographic variation in skulls of pumas (*Puma concolor*: Mammalia, Felidae) in North and South America. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 117, p. 259-282, 1996.

GARDNER, A. Adaptation as organism design. **Biology letters**, v. 5, n. 6, 861-864, 2009.

GARLAND, T. The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. **Journal of Zoology**, v. 199, n. 2, p. 157-170, 1983.

GITTLEMAN, J. L.; HARVEY, P. H. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 10, n. 1, p. 57-63, 1981.

GREENWOOD, P. J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. **Animal Behaviour**, v. 28, n. 4, p. 1140–1162, 1980.

GRIGIONE, M. M. et al. Ecological and allometric determinants of home-range size for mountain lions (*Puma concolor*). **Animal Conservation**, v. 5, n. 4, p. 317–324, 2002.

HENDGES, C. D.; BUBADUÉ, J. M.; CÁCERES, N. C. Environment and space as drivers of variation in skull shape in two widely distributed South- American Tayassuidae, *Pecari tajacu* and *Tayassu pecari* (Mammalia: Cetartiodactyla). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 119, n. 4, p.785-798, 2016.

HESKE, E. J.; OSTFELD, R. S. Sexual Dimorphism in Size, Relative Size of Testes, and Mating Systems in North American Voles. **Journal of Mammalogy**, v. 71, n. 4, p. 510–519, 1990.

HUXLEY, J. S. **Evolution: The Modern Synthesis**. London: Allen & Unwin Huxley Evolution, *The Modern Synthesis*, 1942.

IRIARTE, J. A. et al. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. **Oecologia**, v. 85, n. 2, p. 85-190, 1990.

JONES, G.; TEELING, E. C. The evolution of echolocation in bats. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 3, p. 149-156, 2006.

KELT, D. A.; VUREN, D. H. V. The Ecology and Macroecology of Mammalian Home Range Area. **The American Naturalist**, v. 157, n. 6, p. 637–645, 2001.

KLEIMAN, D. Social behavior of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and bush dog (*Speothos venaticus*): A study in contrast. **Journal of Mammalogy**, v. 53, p. 791–806, 1972.

KLINGENBERG, C. P. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. **Biological Reviews**, v. 73, n. 1, p. 79-123, 1998.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu, São Paulo, 1996.

LINDSTEDT, S. L.; MILLER, B. J.; BUSKIRK, S. W. Home Range, Time, and Body Size in Mammals. **Ecology**, v.67, n. 32, p. 413–418, 1986.

LUCAS, R. W.; CORLETT, R. T.; LUKE, D. A. Plio-Pleistocene hominid diets: an approach combining masticatory and ecological analysis. **Journal of Human Evolution**, v. 14, n. 2, p. 187–202, 1985.

MACDONALD, D. W.; LOVERIDGE, A. J. **The biology and conservation of wild felids**. Vol. 2. Oxford University Press, 2010.

MACHADO, F. D. A.; HINGST- ZAHER, E. Investigating South American biogeographic history using patterns of skull shape variation on *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 98, p. 77–84, 2009.

MARTINEZ, P. A. et al. Bergmann's rule across the Equator: A case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). **Journal of Animal Ecology**, v. 82, p. 997–1008, 2013.

MCLOUGHLIN, P. D.; FERGUSON, S. H. A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. **Ecoscience**, v. 7, n. 2, p. 123-130, 2000.

MCNab, B. K. On the ecological significance of Bergmann's rule. **Ecology**, v. 52, n. 5, p. 845–854, 1979.

MELORO, C. et al. In and out the Amazonia: evolutionary ecomorphology in howler and capuchin monkeys. **Evolutionary Biology**, v. 41, n.1, p. 38-51, 2014.

MONTEIRO, L. R. et al. Geometric estimates of heritability in biological shape. **Evolution**, v. 56, n. 3, p. 563-572, 2002.

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

NOGUEIRA, M. R.; PERACCHI A. L. Fig-seed predation by two species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. **Journal of Mammalogy**, v. 84, n. 1, p. 225–233, 2003.

NOWELL, K., JACKSON, P. *Wild cats*. Gland: IUCN – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1996.

PARSONS, K. J.; BEREN, W. R.; HRBEK, T. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. **Environmental Biology of Fishes**, v. 67, n. 4, p. 417-431, 2003.

PENNYCUICK, C. J. Energy costs of locomotion and the concept of "foraging radius". In A. R. E. Sinclair, M. Norton-Griffiths (Eds.), *Serengeti : dynamics of an ecosystem*. Chicago Univ Press, Chicago, p. 164-184, 1979.

PLAVCAN, J. Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. **Journal of Human Evolution**, v. 39, n. 3, p. 327–344, 2000.

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

RABINOWITZ, A. R., NOTTINGHAM, B. G. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. **Journal of Zoology**, v. 210, n. 1, p. 149–159, 1986.

RAIA, P. et al. The shape of contention: adaptation, history and contingency in ungulate mandibles. **Evolution**, v. 64, n. 5, p. 1489–1503, 2010.

REEVE, H. K.; SHERMAN, P. W. Adaptation and the goals of evolutionary research. **Quarterly Review of Biology**, v. 68, n. 1, p. 1-32, 1993.

RICE, D. P.; RICE, R.; THESLEFF, I. Molecular mechanisms in calvarial bone and suture development, and their relation to craniosynostosis. **European Journal of Orthodontics**, v. 25, n. 2, p. 139-148, 2003.

SANDELL, M. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. *In: Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Gittleman J. L. (Ed.). Cornell University Press, New York, USA, p. 164 – 182, 1989.

SANDERSON, J.; SUNQUIST, M. E.; IRIARTE, A. W. Natural history and landscape use of guignas (*Oncifelis guigna*) on Isla Grande de Chiloe, Chile. **Journal of Mammalogy**, v. 83, n. 2, p. 608-613, 2002.

SARA, M.; VOGEL, P. Geographic variation of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula* Herman, 1780 Mammalia, Soricidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 116, n. 4, p. 377-392, 1996.

SEIDENSTICKER, J. C. On the ecological separation between tigers and leopards. **Biotropica**, v. 8, p. 225-234, 1976.

SICURO, F. L.; OLIVEIRA, L. F. B. Skull morphology and functionality of extant Felidae (Mammalia: Carnivora): a phylogenetic and evolutionary perspective. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 161, p. 414-462, 2011.

SILVEIRA, L. **Ecologia comparada e conservação da onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal**. 2004. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade de Brasília, Brasília, DF, 2004.

SMITH, K. K. Comparative patterns of craniofacial development in Eutherian and Metatherian mammals. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1663–1678, 1997.

SOUTO-LIMA, R. B., MILLIEN, V. The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia, Arvicolinae) in Quebec and western Labrador. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 112, v. 1, p. 204–218, 2014.

SUNQUIST, M. E.; SUNQUIST, F. C. *Wild Cats of the World*. Chicago: University of Chicago Press, 2002.

SWIDERSKI, D. L. Separating size from allometry: analysis of lower jaw morphology in the fox squirrel, *Sciurus niger*. **Journal of Mammalogy**, v. 85, n. 3, p. 861-876, 2003.

VAN VALKENBURGH, B. V. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): Evolutionary interactions among sympatric predators. **Paleobiology**, v. 17, p. 340–362, 1991.

VAN VALKENBURGH, B. V.; SACCO, T. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 1, p.164–169, 2002.

WECKERLY, F. W. Sexual-Size Dimorphism: Influence of Mass and Mating Systems in the Most Dimorphic Mammals. **Journal of Mammalogy**, v.79, n. 1, p. 33–52, 1998.

WETTERER, A. L.; ROCKMAN, M. V.; SIMMONS, N. B. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia, Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 248, p. 1–200, 2000.

WIGGINTON, J. D.; DOBSON, F. S. Environmental influences on geographic variation in body size of western bobcats. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, n. 5, p. 802-813, 1999.

ZELDITCH, M. L. et al. **Geometric morphometrics for biologists. A primer**. Elsevier, Amsterdam, 2004.