

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**THAMILA BARCELLOS LEMES**

QUEM DITA A REGRA: ALLEN, BERGMANN OU GLOGER?

VITÓRIA - ES

DEZEMBRO, 2024

THAMILA BARCELLOS LEMES

**QUEM DITA A REGRA: ALLEN, BERGMANN OU GLOGER?**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal), da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Biologia Animal.

Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Leonora Pires Costa

VITÓRIA - ES

DEZEMBRO, 2024

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de  
Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

---

L551q Lemes, Thamila Barcellos, 1991-  
Quem dita a regra: Allen, Bergmann ou Gloger? / Thamila  
Barcellos Lemes. - 2024.  
118 f. : il.

Orientadora: Leonora Pires Costa.  
Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade  
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e  
Naturais.

1. Mamíferos. 2. Biogeografia. 3. Morfologia. I. Costa,  
Leonora Pires. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro  
de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

---



Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO


**Thamila Barcellos Lemes**

**“Quem dita a regra: Allen, Bergmann ou Gloger?”**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Doutora em Biologia Animal.


Aprovada em dezessete de dezembro de 2024.

Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente  
 **YURI LUIZ REIS LEITE**  
Data: 17/12/2024 17:36:50-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>


**Prof. Dr. Yuri Luiz Reis Leite (UFES)**

Presidente

Documento assinado digitalmente  
 **ALBERT DAVID DITCHFIELD**  
Data: 17/12/2024 20:23:51-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>


**Prof. Dr. Albert David Ditchfield (UFES)**

Examinador Interno

Documento assinado digitalmente  
 **JERONYMO DALAPICOLLA**  
Data: 17/12/2024 17:54:39-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>


**Prof. Dr. Jeronimo Dalapicolla (UFPB)**

Examinador Externo

Documento assinado digitalmente  
 **ANA PAULA CARMIGNOTTO**  
Data: 17/12/2024 18:47:42-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

**Profª Drª Ana Paula Carmignotto (UFSCar)**

Examinadora Externa

Documento assinado digitalmente  
 **ELISANDRA DE ALMEIDA CHIQUITO**  
Data: 18/12/2024 11:24:40-0300  
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

**Profª Drª Elisandra de Almeida Chiquito (USP)**

Examinadora Externa

Dedico este trabalho às pessoas que ajudaram a construir e manter os acervos das Coleções Biológicas brasileiras.

## AGRADECIMENTOS

Às curadoras, curadores, técnicas e estagiárias(os) das coleções que visitei: Leonora Pires Costa (UFES-MAM), Thiago Silva Soares (MBML-INMA), Antenor Silva Jr. (MHNCI-SMMA/PR), Julio Cesar de Moura Leite (MHNCI-SMMA/PR), Joyce Rodrigues do Prado (MZUSP), Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto (UFPB), Diego Astúa de Moraes (UFPE), Fernando Perini (UFMG), Claudia Guimarães Costa (PUC-MG), Guilherme Siniciato Terra Garbino (UFV-MG), João Alves de Oliveira (MNRJ), Marcelo Weksler (MNRJ), Monique Pereira do Nascimento (UFES-MAM), Francieli Loss Pugnall (MBML-INMA), Karina Rebelo Elisiário Gomes (MDBio/ZUEC-UNICAMP), Ana Caroline de Lima (MHNCI-SMMA/PR), Juliana Gualda de Barros (MZUSP), Juliana Cavalcanti Correia de Andrade (UFPE) e Isabela Novaes Paula (UFMG).

À Leo, que mesmo depois de mais de 20 anos, não se esqueceu dos *Gracilinanus* coletados no Crato-CE e sempre dizia “os bichos de lá são muito mais claros”, só pude responder “então vamos testar”. Assim este trabalho nasceu e cresceu, abarcando novas regras e novos táxons.

Ao Nathan Strey, meu marido(!) por todo amor, paciência e apoio, seja estatístico, emocional ou financeiro. Eu não estaria aqui sem você, em todos os sentidos. Muito obrigada por construir uma família comigo, com a Magginha, Psique e Pandora e permitir que eu pudesse construir essa tese.

Às melhores amigas que eu poderia ter: Yasmim, que me copiou na escolha da mãe e curso superior, de quem tenho a sorte de ser irmã mais velha e companheira de shows e viagens. Eu te amo mais que amor. À Fran, que segue sendo minha pessoa preferida há 13 anos, obrigada estar sempre ao meu lado, em todas as mudanças e em todas conquistas. Ao Tropesso, por tantas tardes jogando e reclamando da vida e por me proporcionar dizer “sabia que meu amigo foi atropelado por um búfalo?” quando o assunto acaba (obrigada por ter sobrevivido). Obrigada Flávio, Lucas, Isadora, Michelle e Camila por todas as festinhas, momentos de descontração, risadas e vídeos bobos, mesmo que com muitas derrotas e lágrimas, ainda me resta saúde mental por isso. Obrigada mãe, por

sempre ter colocado minha educação em primeiro lugar e por não ter me deserdado quando falei que ia fazer Ciências Biológicas.

Aos amigos do laboratório de mastozoologia e biogeografia da Ufes (LaMaB): Prof. Yuri, Carol, Ju, Momô, Joana, Victor, Roger, Gabi, Valéria, Rici, Bruna e Nats pelos cafés, almoços, cafés, prévias, cafés, fofocas, cafés e campo em todos esses anos. O LaMaB foi o meu lugar desde a graduação (quando a gente se estapeava pra ter uma gavetinha no lab sujo) e só vocês sabem como esse tempo foi cheio de surtos. Obrigada por dividirem essa experiência comigo e torná-la mais leve.

À Elisandra Chiquito, Jeronymo Dalapicolla e aos professores Albert Ditchfield e Gustavo Leite pelos aprendizados e tutoria em Seminários e na Qualificação. Mesmo no meio da pandemia, cheia de incertezas e ansiedade, vocês confiaram em mim e fizeram com que eu acreditasse novamente no meu potencial. E também aos demais professores e equipe do PPGBAN, espero ter trazido neste trabalho um pouco do que aprendi com vocês.

Aos membros da banca examinadora, por aceitarem contribuir no aperfeiçoamento deste trabalho.

À Ufes por ser minha casa desde 2011 e mesmo com todos os percalços, me permitiu ter educação gratuita de qualidade, fundamental na minha formação profissional e pessoal.

Este trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), através da concessão da bolsa de doutorado e taxa de bancada. E pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) por meio do edital de visita técnica-científica (nº 30/2022).

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	<b>8</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>11</b>
<b>Apresentação</b> .....	<b>13</b>
<b>CAPÍTULO 1: ESTADO DO CONHECIMENTO SOBRE REGRAS BIOGEOGRÁFICAS</b> ....	<b>15</b>
<b>CAPÍTULO 2: VALIDADE DAS REGRAS DE ALLEN, BERGMANN E GLOGER EM MAMÍFEROS NEOTROPICAIS</b> .....	<b>36</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>36</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>39</b>
2.1. Táxons de estudo.....	39
2.1.1. <i>Gracilinanus agilis</i> (Didelphimorphia: Didelphidae).....	39
2.1.2. <i>Sylvilagus minensis</i> (Lagomorpha: Leporidae).....	40
2.1.3. <i>Cerdocyon thous</i> (Carnivora: Canidae).....	43
2.2. Coleta de dados.....	45
2.2.1. Abrangência geográfica.....	46
2.2.2. Medidas corporais.....	47
2.2.3. Cor da pelagem.....	48
2.2.4. Variáveis ambientais.....	51
2.3. Análise de dados.....	51
<b>3. RESULTADOS</b> .....	<b>54</b>
3.1. Categoria etária.....	54
3.2. Dimorfismo sexual.....	60
3.3. Tempo de coleta.....	66
3.4. Regra de Allen.....	68
3.5. Regra de Bergmann.....	74
3.6. Regra de Gloger.....	80
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	<b>86</b>
4.1. Categoria etária, dimorfismo sexual e tempo de coleta.....	86
4.2.1. Regra de Allen.....	88
4.2.2. Regra de Bergmann.....	89
4.2.3. Regra de Gloger.....	90
4.3. Considerações finais.....	93
<b>5. CONCLUSÃO</b> .....	<b>95</b>
<b>6. REFERÊNCIAS</b> .....	<b>97</b>
<b>Apêndice A - Medidas morfológicas dos espécimes avaliados no presente trabalho, apresentadas como: valor mínimo-valor máximo (média)</b> .....	<b>105</b>
<b>Apêndice B - Variação geográfica do tamanho dos apêndices</b> .....	<b>108</b>
<b>Apêndice C - Variação geográfica do tamanho corporal</b> .....	<b>111</b>
<b>Apêndice D - Variação geográfica da coloração</b> .....	<b>114</b>
<b>Apêndice E - Lista dos espécimes examinados</b> .....	<b>116</b>

## RESUMO

LEMES, Thamila Barcellos. **Quem dita a regra: Allen, Bergmann ou Gloger?**. 2024. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória – ES. Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Leonora Pires Costa.

Regras biogeográficas são generalizações advindas de observações de um conjunto de organismos que são amplamente estendíveis a diversos outros táxons, visando proporcionar explicações sobre os padrões observados. Dentre as principais regras biogeográficas, destacamos as de Allen, Bergmann e Gloger, que embora sejam bem estabelecidas, possuem fraco suporte empírico. Ao investigar se as condições estipuladas pelo modelo proposto se cumprem, podemos desvendar fatores que influenciam na adaptação dos táxons aos ambientes e a evolução de suas características fenotípicas. Com o intuito de avaliar a validade destas regras em mamíferos neotropicais, utilizei três espécies: a catita *Gracilinanus agilis*, o tapeti *Sylvilagus minensis* e a raposinha *Cerdocyon thous*. Verifiquei se há relação entre o tamanho dos apêndices, tamanho corporal e a claridade da pelagem destas espécies com índices de temperatura de bulbo úmido e também com a interação entre a temperatura e umidade relativa. Os espécimes analisados foram provenientes de diversas coleções biológicas brasileiras, assegurando uma amostragem representativa latitudinalmente, além de diferentes regiões e biomas. As medidas morfológicas foram provenientes dos dados de etiqueta, enquanto para quantificação da cor da pelagem, utilizamos um espectrofotômetro portátil de esfera e a medição foi feita no espaço de cor CIELAB. Testes preliminares foram realizados para verificar possíveis influências do sexo e do tempo de coleta na claridade da cor da pelagem. Utilizei modelos lineares generalizados entre as variáveis morfológicas e as ambientais para validação das regras, além de outros fatores ambientais e geográficos, não descritos nos enunciados das regras. Apenas *C. thous* seguiu a regra Bergmann, enquanto as regras de Allen e Gloger não tiveram suporte por

nenhum dos táxons. Espero contribuir para o entendimento dos mecanismos subjacentes às regras biogeográficas e sua relevância em diferentes contextos ecológicos, além de apresentar uma metodologia quantitativa para medição da coloração em mamíferos, permitindo definições menos subjetivas, necessárias para a reprodutibilidade e realização de estudos comparativos.

Palavras-chave: Mamíferos. Morfologia. Região Neotropical. Regras biogeográficas.

## ABSTRACT

LEMES, Thamila Barcellos. **Who rules: Allen, Bergmann or Gloger?**. 2024. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória – ES. Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Leonora Pires Costa.

Biogeographic rules are generalizations derived from observations of a group of organisms that are widely extendable to various other taxa, with the aim of providing explanations for the patterns observed. Among the main biogeographical rules, we highlight those of Allen, Bergmann and Gloger, which although well established, have weak empirical support. By investigating whether the conditions stipulated by the proposed model are met, we can uncover factors that influence the adaptation of taxa to environments and the evolution of their phenotypic characteristics. In order to assess the suitability of these rules in Neotropical mammals, we used three species: the agile gracile opossum *Gracilinanus agilis*, the tapeti *Sylvilagus minensis* and the crab-eating fox *Cerdocyon thous*. We checked whether there was a relationship between the size of the appendages, body size and brightness of the fur of these species with wet bulb temperature indices and also with the interaction between temperature and relative humidity. The specimens analyzed came from various Brazilian biological collections, ensuring a latitudinally representative sample from different regions and biomes. The morphological measurements came from the tag data, while to quantify coat color, we used a portable sphere spectrophotometer and measured it in CIELAB color space. Preliminary tests were carried out to check for possible influences of sex and collection time on coat color clarity. We used generalized linear models between morphological and environmental variables to validate the rules, as well as other environmental and geographical factors not described in the rule statements. Only *C. thous* followed the Bergmann rule, while the Allen and Gloger rules were not supported by any of the taxa. We hope to contribute to the understanding of the mechanisms underlying biogeographic rules and their

relevance in different ecological contexts, as well as presenting a quantitative methodology for measuring coloration in mammals, allowing for less subjective definitions, necessary for reproducibility and comparative studies.

Keywords: Biogeographical rules. Mammals. Morphology. Neotropical region.

## **Apresentação**

### Sobre o desenvolvimento do projeto e os capítulos desta tese

A motivação deste trabalho nasceu em 1998, nas coletas para a tese de doutorado da Leo e sua constatação de como os *Gracilinanus agilis* do Crato/CE eram mais claros que os das demais coletas, em suas extensas expedições pelo Brasil. Vinte anos depois virou a pergunta inicial da minha tese, se a coloração pode variar geograficamente.

Explicações sobre a ecologia e padrões de distribuição das espécies, são muitas vezes descritas como regras biogeográficas, que visam descrever a variação global na forma e função dos animais. Apesar de bem estabelecidas, elas possuem fraco suporte empírico, principalmente na região neotropical. No hemisfério norte os coelhos (*Sylvilagus*), lebres (*Lepus*) e raposas (*Vulpes* e *Alpex*) são animais modelos no estudo de regras biogeográficas, sendo inclusive os exemplos clássicos das regras de Allen e Bergmann, as mais famosas regras biogeográficas. Por isso a escolha dos equivalentes neotropicais *Sylvilagus minensis* e *Cerdocyon thous*, além do *Gracilinanus agilis*, como espécies-alvo neste trabalho.

Esta tese foi escrita em dois capítulos. No capítulo 1 apresento o estado do conhecimento sobre regras biológicas, regras biogeográficas e das regras de Allen (tamanho dos apêndices), Bergmann (tamanho corporal) e Gloger (coloração), testadas no capítulo 2.

No primeiro capítulo reúno então diversas publicações sobre os assuntos abordados e destaco as lacunas que buscamos preencher nesta tese. Nele apresento a discussão sobre a existência (ou não) de regras na biologia, o que são as regras

biogeográficas, por que estudá-las e também um resumo da construção dos enunciados das regras biogeográficas de Allen, Bergmann e Gloger.

Entendo que as regras biogeográficas apresentam três condições nos seus enunciados: 1) qual a variável morfológica do organismo que varia de acordo com 2) alguma variável ambiental ou geográfica e 3) em qual o nível essas relações são observadas (intraespecífica, interespecífica ou de comunidade). Por isso determinei as características morfológicas a serem consideradas como tamanho dos apêndices e tamanho corporal, para verificar se e como essas características variam em função da temperatura e umidade, conforme o que as bibliografias consultadas descrevem sobre essas relações.

No capítulo 2 investigo a relação entre variáveis morfológicas dos táxons e variáveis ambientais e geográficas, de acordo com a distribuição latitudinal, buscando verificar se as espécies-alvo seguem as regras biogeográficas de Allen, Bergmann e Gloger.

Buscando não só responder uma questão pessoal em aberto há 20 anos, mas também acrescentar evidências e discussões sobre tendências biogeográficas de três mamíferos neotropicais.

## **CAPÍTULO 1: ESTADO DO CONHECIMENTO SOBRE REGRAS BIOGEOGRÁFICAS**

As regras ou leis biológicas são generalizações que descrevem padrões observados em organismos vivos. Apesar de serem produtos de observações de um conjunto de espécies, são amplamente aplicáveis ou extensíveis a diversos organismos e visam proporcionar explicações sobre estes padrões. Diferentes correntes de pensamento estipulam diferentes critérios para que um enunciado seja considerado uma lei, não existindo então um conceito satisfatório dessa definição (Lorenzano, 2018).

Dentre os diversos critérios para que um enunciado seja considerado uma lei, os critérios da universalidade e a necessidade são as maiores críticas contra a existência de leis biológicas. O princípio da universalidade seria bastante falho na biologia pois não temos nenhuma certeza da validade das afirmações biológicas fora do âmbito espacial da Terra, por isso as leis em sentido estrito são apenas as leis da física e química, e que na biologia existem, no máximo, generalizações empíricas (Smart, 1963). Outros autores trazem argumentos a favor da existência de leis em biologia, como Ruse (1970) e Munson (1975), que criticam a definição de Smart (1963), propondo que se houver a reformulação dos enunciados, sem fazer referência direta ou indireta às espécies, ao planeta e outros termos biológicos, o conceito de universalidade consegue ser atingido, assim, as descrições biológicas vão além de fatores “terrestres”.

Sendo a biologia uma disciplina científica empírica, com teorias e leis, existem então duas correntes opostas: uma que diz não existirem leis na biologia, e que essa é uma ciência inferior (Smart, 1963), enquanto a outra que não vê problema na biologia não ter “leis verdadeiras” (que não são produto de outras leis), visto que isso não é pressuposto para ser ciência, ou que as leis biológicas existem, mas não no mesmo sentido que as demais (Ruse, 1970; Munson, 1975). Brandon (1997, 1978), Sober (1993) e Elgin (2003) argumentam que na biologia podem existir também as

generalizações não-empíricas e por isso é possível existirem algumas leis biológicas *a priori*.

A maioria das teorias biológicas não se baseia em leis, mas em conceitos, assim, a filosofia da biologia não pode ser expressada pelas explicações de um único ramo da biologia, já que existem vários conceitos ou princípios biológicos específicos e poucas generalizações biológicas podem ser associadas com quaisquer das leis da física ou da química (Mayr, 2005). Não temos leis universais na biologia, visto que os organismos são afetados pelas leis físicas, já que qualquer coisa que aconteça no mundo físico é controlada exclusivamente pelas leis naturais, mas também estão sujeitos a outros fatores causais, como as informações fornecidas pelo seu código genético (Mayr, 2005).

Então, pelos critérios do estruturalismo, alguns enunciados amplamente aceitos pela respectiva comunidade científica podem ser leis fundamentais se seguirem quatro condições (Lorenzano, 2018): resumem uma ideia com todos seus termos relacionados (caráter sinóptico), tem validade em todas as suas aplicações intencionais, ser empiricamente irrestrito (caráter quase-vácuo) e possuir um papel sistematizador (incluem diversas aplicações na mesma teoria).

Não ser uma “lei verdadeira” pode indicar que essas afirmações são menos válidas, mas entender as limitações dos conceitos pode levar a uma construção mais firme de novas conclusões. Se não há leis naturais na biologia, podemos chamar os conceitos que constroem as teorias biológicas de pseudo-leis (Mayr, 2005), por exemplo.

As regras biogeográficas são usadas para descrever padrões difundidos de variação morfológica (Brown; Lomolino, 2006). Elas receberam o nome como homenagem aos cientistas que publicaram sobre esses padrões e descrevem a relação da variação morfológica observada nos organismos com a variação ambiental.

As regras biogeográficas são os padrões geográficos observados em traços biológicos e existem três grupos de padrões espaciais (Gaston *et al.*, 2008): 1) Traços em espécies individuais que refletem a covariação com sua “posição” no

globo (e suas variáveis ambientais); 2) Traços em espécies que ocorrem em diferentes locais; 3) Padrões apresentados por comunidades de diferentes locais. A Regra de Bergmann, por exemplo, é um padrão observado nestes 3 níveis (intraespecífico, interespecífico e comunidade), onde eles interagem entre si. Por isso, definir as premissas e objetivos das regras é o primeiro passo para a verificação da adequabilidade, para responder à questão “o modelo se aplica ou não nestes táxons?” precisamos entender quais as condições estipuladas pelos modelos.

A investigação sobre as regras biogeográficas serve, também, para elucidar os processos evolutivos sobre a distribuição geográfica dos táxons (Nigenda-Morales; Harrigan; Wayne, 2018). Caso respondam às condições estipuladas podemos concluir como e quanto os fatores ambientais influenciam na morfologia e ecologia, ao mesmo tempo que não responder às regras também nos leva a conclusões sobre a fisiologia, evolução e estrutura populacional dos táxons.

Além das discussões sobre as variáveis a serem usadas, existem também as discussões sobre o nível de ação das regras, se são intraespecíficas, interespecíficas ou em nível de comunidade. Autores como Mayr (1956) descrevem a regra de Bergmann apenas como padrão intraespecífico, enquanto James (1970) traz a definição da regra, pela tradução parcial do trabalho original (Bergmann, 1847), como um padrão interespecífico. O padrão pode ser investigado independentemente do mecanismo em qualquer nível taxonômico, pois não significa que a regra só exista em um nível e que testar a validade das regras em diferentes níveis é válido (Meiri, 2011).

Ao longo dos últimos 200 anos, vários trabalhos buscaram uma melhor discussão e definição dos enunciados e aplicabilidade das regras biogeográficas. Dentre as principais regras, destacamos as de Allen, Bergmann e Gloger. A seguir, trazemos um pouco do histórico sobre estas regras que buscamos testar nesta tese.

A regra de Allen prevê que animais endotérmicos com o mesmo volume corporal devem ter diferentes áreas de superfície que ajudem ou impeçam sua dissipação de calor, assim, os animais adaptados a climas frios têm membros e

anexos, como cauda e orelhas, mais curtos do que animais de climas quentes (Allen, 1907; Rensch, 1938). Em 1907, Allen publicou um artigo sobre a influência dos fatores climáticos e geográficos na diversidade biológica, trazendo novas percepções sobre as correlações das diferenças observadas entre as espécies com as condições climáticas ou geográficas do habitat, ou melhor, das correlações das variações locais com as condições ambientais, pois a partir delas é que são deduzidas as leis de variação geográfica. Como regra geral, há uma tendência acentuada para o aumento das partes periféricas sob altas temperaturas ou em direção aos trópicos (Allen, 1907), ou seja, uma correlação positiva entre o tamanho dos apêndices com a temperatura ou uma correlação negativa com a latitude. Nos mamíferos é possível observar esse padrão no tamanho das orelhas, principalmente nos lobos, raposas, veados e lebres, que possuem ouvido externo muito desenvolvido, apresentando maior tamanho deste órgão nos indivíduos da mesma espécie do sul da sua distribuição, em comparação com os do norte, além de outras estruturas, como as patas e os cornos dos bovinos (Allen, 1907).

Essas situações podem ser meramente acidentais ou possíveis resultados de causa e efeito. Por isso, vários cientistas e naturalistas buscaram testar a validade da regra de Allen, verificando se os tamanhos dos apêndices se correlacionam com a temperatura ou latitude. A latitude, porém, pode ter um efeito mais forte que a temperatura, existindo uma tendência dos mamíferos terem caudas mais longas nos trópicos, mais especificamente em ambientes secos (Alroy, 2019). Não foi observada correlação entre as medidas morfológicas de 360 espécies de pequenos mamíferos, principalmente roedores, de ocorrência no continente americano e a média de temperatura (Alroy, 2019). Esta ausência de padrão é consistente nas análises das medidas, sugerindo que a biodiversidade é muito mais complexa do que a regra poderia prever (Alroy, 2019).

Outros autores testaram se a variação do tamanho dos apêndices de roedores segue o descrito por Allen e, para isso utilizaram mais de 2 mil espécies espalhadas pelo globo, correlacionando suas medidas de apêndices com dados latitudinais e climáticos de temperatura média e quantidade de precipitação (Alhajeri *et al.*, 2020). Como no trabalho de Alroy (2019), foi observado que quanto menor o

valor absoluto da latitude, maior o comprimento da cauda, porém tipo de habitat parece influenciar a conformidade com esta regra, com as espécies de deserto apresentando correlações mais fortes do comprimento da cauda com a temperatura média do mês mais frio (Alhajeri *et al.*, 2020). A conformidade com a regra de Allen neste estudo provavelmente é resultado de complexos compromissos evolutivos entre a regulação da temperatura e outras características essenciais das espécies. A seleção genética para adaptação termorreguladora é frequentemente considerada a base primária desse fenômeno (Serrat; King; Lovejoy, 2008).

A hipótese sobre a influência da temperatura ambiental no crescimento dos apêndices, que propõe a alteração do fluxo sanguíneo dos membros por meio de vasoconstrição/vasodilatação, não explica totalmente o crescimento dos apêndices. Outros fatores, como a proliferação de condrócitos e aumento do volume da matriz extracelular, que estão fortemente correlacionados com a temperatura ambiental (Serrat; King; Lovejoy, 2008), podem ser mais explicativos sobre os mecanismos deste padrão. Além disso, os membros de animais criados em ambientes com temperatura maiores são significativamente e permanentemente mais longos que dos animais criados no frio, com a fase inicial de crescimento sendo sensível à temperatura e de crescimento rápido (Serrat, 2013). O crescimento diferencial em camundongos de mesma ninhada que foram divididos em dois grupos, um mantido no ambiente mais frio e outro transferido para um ambiente mais quente, mostrou que a alta temperatura causou um aumento no comprimento da cauda em comparação com o ambiente frio, parecendo então ser uma reação para aumentar ou diminuir a área de superfície corporal para facilitar a perda ou conservação de calor, respectivamente (Ashoub, 1958). Este conhecimento sobre o momento e grau da plasticidade do crescimento, nos permite analisar a variação esquelética em diferentes condições climáticas e especialmente na avaliação de fatores que podem acelerar a evolução esquelética em temperaturas extremas.

Em 1847, o biólogo Carl Bergmann escreveu sobre a relação do tamanho do corpo em animais homeotérmicos com a temperatura do ambiente em que eles vivem. A teoria da seleção natural trouxe uma nova perspectiva à biogeografia e ao papel da variação geográfica no processo de especiação levou a uma série de

experimentações sobre diversos padrões biogeográficos, incluindo a regra de Bergmann. A maioria dos mamíferos da América do Norte e Europa seguem a regra de Bergmann em nível interespecífico (Rensch, 1938), com a maioria dos grupos de animais, incluindo vertebrados e invertebrados, tendo variações geográficas chamadas *rassenkreise* (raças ou subespécies), trazendo esta variação como o princípio fundamental da origem das espécies (Rensch, 1938). Em 1938, Rensch faz a tradução do seu próprio trabalho escrito em alemão em 1929 (Rensch, 1929), onde faz um resumo das principais regras biogeográficas, incluindo as de Allen, Bergmann e Gloger, incluindo uma definição de enunciado para a regra de Bergmann: “Dentro das espécies e entre espécies intimamente relacionadas de animais homeotérmicos, um tamanho maior é frequentemente alcançado em climas mais frios do que em climas mais quentes, o que está ligado ao orçamento de temperatura desses animais” (Rensch, 1938).

As regras são generalizações empíricas, por isso é importante o teste de validação em diversos organismos (Mayr, 1956). Novos parâmetros e limitações aos organismos seguirem ou não a regra de Bergmann ao utilizar a regra em nível interespecífico e também ao dizer que a maioria das espécies precisa seguir a regra para que ela seja considerada válida também foram propostos (Mayr, 1956). Apesar de ser um trabalho muito utilizado como equivalente à definição da regra de Bergmann, alguns erros são apontados, como a forma utilizada para apresentar a definição, colocando o enunciado da regra entre aspas, dando a parecer ser uma citação de Bergmann (1847), sendo que a definição da regra não existe no trabalho original, enquanto utilizou a definição de Rensch (1938), mas sem citar o autor pela definição do enunciado (Salewski; Watt, 2017).

O título do trabalho de Bergmann (1847) é “Sobre a relação da economia de calor dos animais com seu tamanho” (original: *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*), onde termorregulação é o equivalente atual ao termo economia de calor. Então o foco de Bergmann foi sobre o mecanismo de termorregulação nas aves, ou seja, sua principal intenção foi escrever sobre economia de calor e investigar a regra biofísica de que os animais têm que produzir menos calor quanto maiores eles sejam, para elevar sua temperatura acima da do

ambiente (Salewski; Watt, 2017) e não que Bergmann observou um padrão biogeográfico e por isso resolveu testar (Mayr, 1956).

O texto original de Bergmann (1847), publicado em alemão, foi durante muitos anos, um trabalho pouco acessível, até que James (1970) fez a tradução de parte do trabalho original para o inglês, mesmo com algumas críticas sobre ser uma tradução incompleta (Watt; Mitchell; Salewski, 2010), é um trabalho importante, onde ela destaca três pontos: 1) a temperatura constante de um organismo homeotérmico é mantida por um balanço entre produção de calor dentro do volume de um indivíduo e a perda de calor de sua superfície; 2) a limitação da relação de superfície corpórea para seu volume é um dos fatores que determina o tamanho da espécie; 3) quando outros fatores são constantes, as menores espécies em um gênero estarão em locais de maiores temperaturas. Outro diferencial deste trabalho foi o uso da temperatura de bulbo úmido, que incorpora o poder evaporativo do ar, sendo mais apropriada como variável climática, já que a explicação da regra é a termorregulação. Assim, a regra de Bergmann também diz respeito à dissipação de calor, mas em relação à área corporal. Em espécies homeotérmicas amplamente distribuídas, os indivíduos de maior tamanho são encontrados em ambientes mais frios e os de menor tamanho são encontrados em regiões mais quentes (James, 1970). Isso porque os animais maiores têm uma superfície específica menor, mantendo melhor o calor interno em climas frios. Já nos climas mais quentes, o calor corporal gerado pelo metabolismo precisa ser dissipado rapidamente, então a maior relação área da superfície/volume (superfície específica) de animais menores facilita a perda de calor através da pele e ajuda a resfriar o corpo.

A probabilidade do táxon em seguir a regra de Bergmann varia com a latitude, com espécies de tamanhos menores tendendo a seguir mais a regra (McNab, 1971). Porém, este trabalho foi duramente criticado por sua coleta de dados ser apontada como problemática (Ashton; Tracy; De Queiroz, 2000). Diversos outros trabalhos (Brown; Kotler; Porter, 2017; Carotenuto; Diniz-Filho; Raia, 2015; Mecozzi; Lucenti, 2018; Monakhov; Hamilton, 2020; Mori *et al.*, 2019; Porter *et al.*, 2015; Sargis *et al.*, 2018) passaram, então, a utilizar apenas a latitude como preditora do padrão biogeográfico. Mesmo sendo relacionada com a temperatura,

essa substituição da variável ambiental pela geográfica trouxe novas perspectivas e discussões.

Em uma revisão sobre a regra de Bergmann, Ashton e colaboradores (2000), além do histórico sobre o enunciado e sua validação, trouxeram o debate sobre os mecanismos da regra, contestando a principal explicação pela conservação de calor corporal. Utilizando apenas estudos com correlação significativa e que amostraram toda a distribuição da espécie, mas com diversas variáveis morfológicas de tamanho, como peso, comprimento cabeça-corpo, comprimento do crânio, comprimento do primeiro molar e sua relação com latitude ou temperatura, testaram diversas hipóteses ligadas à regra de Bergmann (Ashton *et al.*, 2000). Os resultados mostraram que a maioria das famílias em todas as ordens de mamíferos está de acordo com a regra de Bergmann, incluindo espécies em diferentes locais, de diferentes portes e diferentes ecologias (Ashton *et al.*, 2000). Não encontraram suporte para os resultados obtidos por McNab (1971), de que pequenos mamíferos tendem a seguir a regra de Bergmann mais frequentemente do que os mamíferos maiores, ou dos encontrados por Meiri e Dayan (2003), que espécies menores tendem a seguir menos a regra. Sugerindo que a conservação/dissipação de calor não seja explicação para a regra, já que diversos fatores e características que podem estar correlacionadas com o tamanho corporal, como qualidade ou disponibilidade de comida, predação e competição, seleção no atraso da maturidade e tamanho da ninhada, entre diversos outros fatores preditores de tamanho (Ashton *et al.*, 2000).

Em revisão de estudos sobre mamíferos e aves, para saber se o padrão descrito por Bergmann é prevalente na natureza o suficiente para ser uma regra, das 149 espécies de mamíferos analisadas, 97 seguem a regra de Bergmann, assim a regra parece ser uma generalização válida em mamíferos tanto em nível de ordem quanto de família, visto que mais de 50% do grupo segue a regra (Meiri; Dayan, 2003). Estudos usando o peso tendem a confirmar a regra de Bergmann mais que outros caracteres, que o uso diversos caracteres morfológicos no teste da regra permite observar diferentes resultados, possíveis contradições, predisposições, substitutos, dentre outros, além da latitude parecer ser uma boa variável para

abranger o resultado de diversas variáveis climáticas (Meiri; Dayan, 2003). Os autores apontam que mesmo que existam muitos estudos focando em descobrir o mecanismo, mas ainda há pouco suporte empírico sobre a validade desses padrões (Meiri; Dayan, 2003).

Diversas explicações para os padrões observados têm sido discutidas ao longo dos séculos. Por exemplo, duas possíveis explicações para as regras de Allen e Bergmann são: 1) a hipótese termorregulatória, que inclui a plasticidade fenotípica e 2) explicações não térmicas, que incluem risco de fome, risco de predação, ecologia de forrageamento e demais causas que impactam fatores que influenciam no tamanho e forma dos organismos (McQueen *et al.*, 2022). Esta hipótese, de que a variação do tamanho corporal pode ser relacionada com a produtividade primária e a disponibilidade de alimentos, sugere que a diferença sazonal interfere na disponibilidade de alimentos e conseqüentemente na energia disponível (McQueen *et al.*, 2022). Assim, os indivíduos com maior reserva de energia, menor metabolismo e que podem ficar muito tempo em jejum possuem maior probabilidade de sobrevivência, já que as demandas são menos previsíveis (Kamilar *et al.*, 2012). Esta proposta de pressão seletiva do clima em relação à disponibilidade sazonal de comida resultando no favorecimento de animais maiores nesses ambientes como uma adaptação fenotípica é corroborada por diversos trabalhos, como sobre o tamanho de quatro espécies de mamíferos australianos está correlacionado com os índices de produtividade de biomassa (Yom-Tov; Nix, 1986). O tamanho de várias espécies de mamíferos carnívoros é mais bem correlacionado com a produção primária do que com a temperatura, indicando que, mesmo que a relação entre esses dois fatores seja muito próxima e algumas vezes confusa, a disponibilidade de alimento é o que limita o tamanho corporal (Rosenzweig, 1968).

A temperatura é a variável mais testada dentro destes padrões, tanto por ser a variável descrita originalmente, quanto pela hipótese de explicação ser a termorregulação. A força das relações também é usada na argumentação de causalidade. Ela tem um efeito direto na fisiologia e ecologia dos organismos, por isso a hipótese termorregulatória é muito bem aceita até hoje como explicação para essas regras biogeográficas. Porém, a realidade é mais complexa que isso, desde

que existem diversos fatores bióticos e abióticos interagindo e influenciando os organismos ao mesmo tempo, enquanto nós estamos vendo as variações e buscando entender o que as causam.

Os parâmetros ecológicos, como alimentação, distribuição, história de vida e biologia reprodutiva também adicionam variáveis complexas e inter-relacionadas, assim é improvável que um único fator seja responsável pela variação morfológica observada. A alimentação, por meio de sua influência na competição, dispersão, crescimento, fecundidade e sobrevivência, pode desempenhar um papel importante nos padrões de variação morfológica (Bull, 2006).

Muitos trabalhos não investigam os efeitos da temperatura ou umidade isoladamente, mas sim como os padrões morfológicos variam latitudinalmente, como forma de unir diversos desses fatores inter-relacionados, utilizando apenas uma variável. Assim, a latitude muitas vezes é utilizada como o equivalente a diversos fatores ambientais ou como resultado da interação destes fatores, porém, nem sempre ela é uma boa substituta para estes fatores, portanto pode ser problemático utilizá-la na investigação de padrões climáticos. No gênero *Equus*, por exemplo, os padrões de tamanho corporal geral e outras características fenotípicas, são influenciados pelo clima global, pelas características da vegetação, em particular o grau de abertura, e substrato, tendo então tendências latitudinais (Boulbes; Van Asperen, 2019).

A definição original da conclusão de Bergmann (1847) que levou a formulação da regra, foi apresentada pela tradução de Watt e colaboradores (2010): "Pela quantidade de calor que um animal pode se elevar acima de seu ambiente, a relação de seu volume com sua superfície é, obviamente, de grande importância; fica claro, portanto, que os animais, têm que criar menos calor em relação ao seu tamanho quanto maiores eles são, para ganhar um certo aumento de temperatura acima do seu entorno. Esta lei deve ser de grande importância no modo de vida dos animais de sangue quente" e "se houvesse gêneros, cujas espécies se distinguem tanto quanto possível apenas pelo tamanho, as espécies menores precisariam de um clima mais quente". Bergmann não criou a regra, ele testou uma regra de termorregulação, propôs uma hipótese, testou essa hipótese e escreveu uma

conclusão que os animais maiores podem manter uma temperatura constante com relativamente menos esforço em comparação com os menores (Salewski; Watt, 2017). Por isso as recomendações destes autores ao se usar o termo “regra de Bergmann” incluem: 1) inclusão de um mecanismo termorregulador, 2) aplicação apenas a animais homeotérmicos, 3) mas a qualquer grupo taxonômico, 4) testes da regra devem testar a suposição de que animais maiores têm que produzir menos calor para aumentar a temperatura corporal e 5) futuros autores devem retornar à publicação original (Bergmann, 1847) ao se referir a ela ou simplesmente não citá-la.

Constantin Wilhelm Lambert Gloger foi um zoólogo alemão que viveu de 1803 a 1863. Teve uma carreira de sucesso como ornitólogo, sendo pioneiro em estudos sobre a influência das condições climáticas nas diferenças geográficas entre as espécies, como a variação climática e coloração animal (Delhey, 2019). Em 1929, um também ornitólogo alemão, Bernhard Rensch, cunha o termo “Regra de Gloger” para descrever o padrão que dentro de um *rassekreis* de animais de sangue quente, as raças que vivem em regiões mais quentes e úmidas apresentam mais pigmentação por melaninas do que as raças de regiões mais frias e secas e que, além disso, em zonas quentes e secas, prevalecem as melaninas marrom-claras (feomelanina), que diminuem inversamente em regiões frias

Além da descrição do padrão de variação do tamanho dos apêndices, Allen (1907) também argumentou sobre padrão de tamanho corporal e coloração. Concluindo porém, que a diferença na coloração se dava pela umidade e não pela temperatura (Allen, 1907).

A hipótese que diferentes tipos de cores, com seus diferentes mecanismos pigmentantes (melanina e carotenoides), respondem de maneira diferente, foi levantada por Görnitz (1923, apud Delhey, 2019). Seus resultados concordaram com o proposto por Gloger, mas o padrão de variação climática foi diferente em relação aos tipos de melanina (eumelanina e feomelanina): em maiores temperaturas há maior o depósito de melanina enquanto em menores temperaturas diminui primeiro o depósito de feomelanina e a eumelanina diminui com frio extremo. Menor umidade também afeta diferentemente os pigmentos, diminuindo a eumelanina e aumentando a feomelanina. Podendo haver depósito diferenciado dos dois tipos de melanina,

ambos correlacionados com o aumento da temperatura e umidade, mas a eumelanina aumentaria em condições quentes e úmidas e a feomelanina em climas áridos (Mayr, 1942). Porém, em baixas temperaturas, a deposição de ambos tipos de melanina diminui, com maior redução da feomelanina, como efeito disso os organismos tornam-se mais pálidos, independentemente da umidade (Delhey, 2017).

Diversas hipóteses têm sido levantadas então para explicar a marcante tendência entre os mamíferos das regiões equatorial e tropical terem uma cor mais escura do que os encontrados próximo aos polos: 1) Necessidade de melhor proteção contra a radiação UV solar mais intensa em latitudes mais baixas e a necessidade de balanço com a absorção de vitamina D (Jablonski; Chaplin, 2000). 2) Papel da pele na resistência à ação de patógenos (Elias, 2007). Estudos como o de Mackintosh (2001) mostram que alta incidência de patógenos em ambientes úmidos e quentes é uma pressão seletiva que aumenta a pigmentação em populações tropicais, isso pois os melanócitos, melanossomas e melanina funcionam como parte do sistema imune inato (Koike; Yamasaki, 2020). 3) Camuflagem e comunicação (Caro, 2005, 2009, 2013). 4) Efeitos pleiotrópicos, onde um único gene controla diferentes características.

Delhey (2019) fez uma ampla revisão sobre as diversas definições, interpretações e evidências sobre a regra de Gloger, sugerindo reformulação de seu enunciado ou então especificando qual definição está sendo usada no trabalho, já que diferentes autores sugerem diferentes mecanismos. Segundo o autor, o enunciado da regra é então o escrito por Rensch (1929): Prevê-se que animais endotérmicos sejam mais escuros em áreas mais quentes e úmidas devido ao aumento da deposição de pigmentos de melanina.

Mesmo que não existam leis biogeográficas verdadeiras, pelos critérios do estruturalismo (Lorenzano, 2018), a observação e verificação da aplicabilidade dos padrões biogeográficos, geram conclusões que são importantes ferramentas ou ponto de partida para outros estudos em diversas áreas como ecologia (Caro, 2005; Dufour *et al.*, 2020; Ghalambor *et al.*, 2007; Guernier; Hochberg; Guégan, 2004; Yom-Tov; Geffen, 2006), fisiologia (Furumura *et al.*, 1996; Tattersall *et al.*, 2012) e

evolução (Ge *et al.*, 2013; Hagen, 2017; Hoekstra, 2006; Millar; Hickling, 1990; Ortolani, 1999; Scholander, 1956; Stoner; Bininda-Emonds; Caro, 2003).

A primeira vista, todas essas regras dão a impressão de que há uma influência direta do clima na origem dos caracteres morfológicos, porém a fisiologia e genética nos mostram não ser um caso tão simples assim de causa e efeito. Isto não apaga a importância das regras biogeográficas, já que sua formulação e investigação leva à análise de diversos paralelismos climáticos de caracteres morfológicos. Substituir o termo 'regra' por 'tendência' é uma sugestão atual, que visa a diminuição de interpretações erradas sobre as relações abordadas nas "regras" ecogeográficas (Goldenberg *et al.*, 2022). A percepção de 'tendências ecoambientais', ou seja, variações gerais em grande escala ao longo do espaço e do tempo, é de grande importância para as previsões das respostas das espécies às mudanças climáticas (Goldenberg *et al.*, 2022).

As transformações antropogênicas da paisagem podem influenciar não só a quantidade e composição da biota local, mas também características fundamentais, de importância fisiológica e ecológica dos organismos, como o tamanho corporal (Lomolino; Perault, 2007). As mudanças climáticas geram mudanças fisiológicas, ecológicas e microevolutivas que já são detectáveis em muitos níveis, desde alterações na fenologia dos indivíduos, populações e comunidades (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Parmesan; Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Stenseth *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002). Evidências mostram que as regras de variação geográfica em resposta à variação no ambiente local também podem se aplicar a mudanças morfológicas ao longo do tempo em resposta às mudanças climáticas (Millien *et al.*, 2006). Assim, as regras biogeográficas podem ajudar a interpretar as prováveis influências das mudanças climáticas antropogênicas nos ecossistemas, com este conhecimento acumulado, poderemos prever as respostas dos táxons às futuras flutuações ambientais. Investigar o passado para entender o presente e prever o futuro é fundamental, assim problemáticas como os impactos das mudanças climáticas nos organismos vivos e a fragmentação antropogênica do habitat podem utilizar as regras biogeográficas como ferramentas preditivas (Tian; Benton, 2020),

tanto para previsões baseadas nas observações dos padrões biogeográficos, como pelas expectativas fisiológicas e ecológicas plausíveis.

## REFERÊNCIAS

- ALHAJERI, Bader H. *et al.* A global test of Allen's rule in rodents. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 12, p. 2248–2260, 2020.
- ALLEN, Joel A. The Influence of Physical Conditions in the Genesis of Species. **Scientific American**, v. 63, n. 1638supp, p. 26247–26248, 1907.
- ALROY, John. Small mammals have big tails in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 8, p. 1042–1050, 2019.
- ASHOUB, M A El-R. Effect of two extreme temperatures on growth and tail-length of mice. **Nature**, v. 181, n. 4604, p. 284, 1958.
- ASHTON, K. G.; TRACY, M. C.; DE QUEIROZ, A. Is Bergmann's rule valid for mammals? **American Naturalist**, v. 156, n. 4, p. 390–415, 2000.
- BEATTY, John. **The evolutionary contingency thesis. Concepts, theories and rationality in the biological sciences.** GS Wolters and J. Lennox, Eds. **Pittsburgh**. [S. l.]: University of Pittsburgh Press, 1995.
- BERGMANN, Carl. **Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse.** Göttingen: Vandenhoeck und Ruprecht, 1847.
- BOULBES, Nicolas; VAN ASPEREN, Eline N. Biostratigraphy and palaeoecology of European Equus. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 301, 2019.
- BRANDON, Robert N. **Adaptation and evolutionary theory.** 1978.
- BRANDON, Robert N. Does biology have laws? The experimental evidence. **Philosophy of Science**, v. 64, n. S4, p. S444--S457, 1997.
- BROWN, Joel S.; KOTLER, Burt P.; PORTER, Warren P. How foraging allometries and resource dynamics could explain Bergmann's rule and the body-size diet relationship in mammals. **Oikos**, v. 126, n. 2, p. 224–230, 2017.

BROWN, James H; LOMOLINO, Mark V. Biogeografia. *In: BIOGEOGRAFIA*. 2006. p. 691.

BULL, Leigh S. Geographical variation in the morphology of the Wedge-tailed Shearwater (*Puffinus pacificus*). **Emu-Austral Ornithology**, v. 106, n. 3, p. 233–243, 2006.

CARO, Tim. Contrasting coloration in terrestrial mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1516, p. 537–548, 2009.

CARO, Tim I M. The adaptive significance of coloration in mammals. **BioScience**, v. 55, n. 2, p. 125–136, 2005.

CARO, Tim I M. The colours of extant mammals. *In:* , 2013. **Seminars in Cell & Developmental Biology**. Elsevier Ltd, 2013. p. 542–552. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.03.016>.

CAROTENUTO, Francesco; DINIZ-FILHO, José Alexandre Felizola; RAIÁ, Pasquale. Space and time: The two dimensions of Artiodactyla body mass evolution. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 437, p. 18–25, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.013>.

DELHEY, Kaspar. A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. **Biological Reviews**, v. 94, n. 4, p. 1294–1316, 2019.

DELHEY, Kaspar. Gloger's rule. **Current Biology**, v. 27, n. 14, p. R689–R691, 2017.

DUFOUR, Paul *et al.* Plumage colouration in gulls responds to their non-breeding climatic niche. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 10, p. 1704–1715, 2020.

ELGIN, Mehmet. Biology and a priori laws. **Philosophy of Science**, v. 70, n. 5, p. 1380–1389, 2003.

ELIAS, Peter M. The skin barrier as an innate immune element. 2007. **Seminars in immunopathology**. 2007. p. 3–14.

FURUMURA, Minao *et al.* The interaction of agouti signal protein and melanocyte stimulating hormone to regulate melanin formation in mammals. **Pigment Cell Research**, v. 9, n. 4, p. 191–203, 1996.

GASTON, Kevin J.; CHOWN, Steven L.; EVANS, Karl L. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 3, p. 483–500, 2008.

GE, Deyan *et al.* Evolutionary history of lagomorphs in response to global environmental change. **PLoS One**, v. 8, n. 4, p. e59668, 2013.

GHALAMBOR, C. K. *et al.* Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. **Functional Ecology**, v. 21, n. 3, p. 394–407, 2007.

GUERNIER, Vanina; HOCHBERG, Michael E.; GUÉGAN, Jean-François François. Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. **PLoS biology**, v. 2, n. 6, p. e141, 2004.

HAGEN, Joel B. Bergmann's rule, adaptation, and thermoregulation in arctic animals: Conflicting perspectives from physiology, evolutionary biology, and physical anthropology after World War II. **Journal of the History of Biology**, v. 50, n. 2, p. 235–265, 2017.

HOEKSTRA, Hopi E. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. **Heredity**, v. 97, n. 3, p. 222–234, 2006.

HUGHES, Lesley. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent?. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 2, p. 56–61, 2000.

JABLONSKI, Nina G.; CHAPLIN, George. The evolution of human skin coloration. **Journal of human evolution**, v. 39, n. 1, p. 57–106, 2000.

JAMES, Frances C. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. **Ecology**, v. 51, n. 3, p. 365–390, 1970.

KAMILAR, Jason M. *et al.* Testing Bergmann's rule and the resource seasonality hypothesis in Malagasy primates using GIS-based climate data. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 147, n. 3, p. 401–408, 2012.

KOIKE, Saaya; YAMASAKI, Kenshi. Melanogenesis connection with innate immunity and toll-like receptors. **International journal of molecular sciences**, v. 21, n. 24, p. 9769, 2020.

LOMOLINO, Mark V.; PERAULT, David R. Body size variation of mammals in a fragmented, temperate rainforest. **Conservation Biology**, v. 21, n. 4, p. 1059–1069, 2007.

LORENZANO, Pablo. Leis e Teorias em Biologia. In: ABRANTES, Paulo C. (org.). **Filosofia da Biologia (Filosofía de la Biología)**. 2. ed. Seropédica: PPGFIL-UFRRJ, 2018. p. 449-497. Disponível em: [www.editorappgfilufrj.org](http://www.editorappgfilufrj.org).

MACKINTOSH, James A. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. **Journal of theoretical biology**, v. 211, n. 2, p. 101–113, 2001.

MAYR, Ernst. **Biologia, ciência única**. Editora Companhia das Letras, 2005.

MAYR, Ernst. Geographical character gradients and climatic adaptation. **Evolution**, v. 10, n. 1, p. 105–108, 1956.

MAYR, Ernst. **Systematics and the origin of species,(Columbia biological series)**. [S. l.]: Columbia University Press, 1942.

MCCARTY, John P. Consecuencias Biológicas de Cambios Climáticos Recientes. **Conservation Biology**, v. 15, n. 2, p. 320–331, 2001.

MCNAB, Brian K. On the ecological significance of Bergmann's rule. **Ecology**, v. 52, n. 5, p. 845–854, 1971.

MCQUEEN, Alexandra *et al.* Thermal adaptation best explains Bergmann's and Allen's Rules across ecologically diverse shorebirds. **Nature Communications**, v. 13, n. 1, p. 4727, 2022.

MECOZZI, Beniamino; LUCENTI, Saverio Bartolini. The Late Pleistocene *Canis lupus* (Canidae, Mammalia) from Avetrana (Apulia, Italy): reappraisal and new insights on the European glacial wolves. **Italian Journal of Geosciences**, v. 137, n. 1, p. 138–150, 2018.

MEIRI, Shai. Bergmann's Rule--what's in a name? **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 1, p. 203–207, 2011.

MEIRI, Shai; DAYAN, Tamar. On the validity of Bergmann's rule. **Journal of biogeography**, v. 30, n. 3, p. 331–351, 2003.

MILLAR, J. S.; HICKLING, G. J. Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. **Functional Ecology**, v. 4, n. 1, p. 5–12, 1990.

MILLIEN, Virginie *et al.* Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. **Ecology letters**, v. 9, n. 7, p. 853–869, 2006.

MONAKHOV, V. G.; HAMILTON, M. J. Spatial trends in the size structure of pine marten *Martes martes* Linnaeus, 1756 (Mammalia: Mustelidae) within the species range. **Russian Journal of Ecology**, v. 51, n. 3, p. 250–259, 2020.

MORI, E. *et al.* Skull shape and Bergmann's rule in mammals: hints from Old World porcupines. **Journal of Zoology**, v. 308, n. 1, p. 47–55, 2019.

MUNSON, Ronald. Is biology a provincial science?. **Philosophy of Science**, v. 42, n. 4, p. 428–447, 1975.

NIGENDA-MORALES, Sergio F.; HARRIGAN, Ryan J.; WAYNE, Robert K. Playing by the rules? Phenotypic adaptation to temperate environments in an American marsupial. **PeerJ**, v. 6, n. 3, p. e4512, 2018.

ORTOLANI, Alessia. Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 4, p. 433–476, 1999.

PARMESAN, Camille; YOHE, Gary. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. **Nature**, v. 421, n. 6918, p. 37–42, 2003.

PORTER, Fleur H. *et al.* Morphometric and demographic differences between tropical and temperate Norway rats (*Rattus norvegicus*). **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 2, p. 317–323, 2015.

RENSCH, Bernhard. Some problems of geographical variation and species-formation. *In:* , 1938. **Proceedings of the Linnean Society of London**. 1938. p. 275–285.

RENSCH, Bernhard; OTHERS; R, G. C. **Das prinzip geographischer rassenkreise und das problem der artbildung**. Borntraeger Berlin, 1929-. ISSN 0028-0836.v. 124

ROOT, Terry L *et al.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants. **Nature**, v. 421, n. 6918, p. 57–60, 2003.

ROSENZWEIG, Michael L. The strategy of body size in mammalian carnivores. **American Midland Naturalist**, p. 299–315, 1968.

RUSE, Michael E. Are there laws in biology?. **Australasian Journal of Philosophy**, v. 48, n. 2, p. 234–246, 1970.

RYDING, Sara *et al.* Shape-shifting: changing animal morphologies as a response to climatic warming. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 36, n. 11, p. 1036–1048, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.07.006>.

SALEWSKI, Volker; WATT, Courtney. Bergmann's rule: A biophysiological rule examined in birds. **Oikos**, v. 126, n. 2, 2017.

SARGIS, Eric J. *et al.* Rule reversal: ecogeographical patterns of body size variation in the common treeshrew (Mammalia, Scandentia). **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 3, p. 1634–1645, 2018.

SCHOLANDER, Per F. Climatic rules. **Evolution**, v. 10, n. 3, p. 339–340, 1956.

SERRAT, Maria A. Allen's rule revisited: temperature influences bone elongation during a critical period of postnatal development. **The Anatomical Record**, v. 296, n. 10, p. 1534–1545, 2013.

SERRAT, Maria A.; KING, Donna; LOVEJOY, C. Owen. Temperature regulates limb length in homeotherms by directly modulating cartilage growth. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 49, p. 19348–19353, 2008.

SMART, John Jamieson Carswell. **Philosophy and scientific realism**. Humanities Press, 1963.

SOBER, E. **Philosophy of Biology**. Boulder: Westview Press, 1993.

STENSETH, Nils Chr *et al.* Ecological Effects of Climate Fluctuations Effects of Climate: Spatial Synchronization and the Moran Effect. **Science**, v. 297, n. August, p. 1292–1296, 2002.

STONER, Chantal J; BININDA-EMONDS, Olaf R P; CARO, Tim. The adaptive significance of coloration in lagomorphs. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 79, n. 2, p. 309–328, 2003.

TATTERSALL, Glenn J. *et al.* Coping with thermal challenges: physiological adaptations to environmental temperatures. **Compr Physiol**, v. 2, n. 3, p. 2151–2202, 2012.

TIAN, Li; BENTON, Michael J. Predicting biotic responses to future climate warming with classic ecogeographic rules. **Current Biology**, v. 30, n. 13, p. R744–R749, 2020. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.003>.

WALTHER, Gian-reto *et al.* Ecological response to recent climate change. **Nature**, v. 416, p. 389–395, 2002.

WATT, Courtney; MITCHELL, Sean; SALEWSKI, Volker. Bergmann's rule; A concept cluster? **Oikos**, v. 119, n. 1, p. 89–100, 2010.

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

YOM-TOV, Yoram; NIX, Henry. Climatological correlates for body size of five species of Australian mammals. **Biological Journal of the Linnean society**, v. 29, n. 4, p. 245–262, 1986.

## **CAPÍTULO 2: VALIDADE DAS REGRAS DE ALLEN, BERGMANN E GLOGER EM MAMÍFEROS NEOTROPICAIS**

### **1. INTRODUÇÃO**

As regras biogeográficas buscam explicar padrões sobre a ecologia e padrões de distribuição das espécies, descrevendo a variação global na forma e função dos animais. Embora sejam bem estabelecidas, as regras biogeográficas possuem fraco suporte empírico, com estudos que se baseiam em espécies únicas ou com confusão entre as regras quando várias espécies são estudadas conjuntamente (Nudds; Oswald, 2007). Para melhorar o fundamento empírico e sua abrangência, as regras devem ser testadas em contextos mais bem estabelecidos e em diversas espécies. Alguns grupos são mais estudados que outros, como é o caso das espécies de aves norte-americanas, onde, segundo (Zink; Remsen Jr, 1986), mais de 90% dos 52 estudos mostram que elas estão em conformidade com a regra de Gloger. Os estudos com espécies de mamíferos também são muito numerosos, principalmente no hemisfério-norte, porém outros vertebrados e até mesmo alguns invertebrados, já foram utilizados, expandindo as definições e pressupostos originalmente previstos.

Testar se os organismos seguem ou não as regras, permite entender melhor os fatores que podem influenciar na adaptação aos ambientes, assim como a evolução de suas características fenotípicas. Isso pois os organismos e táxons como um todo possuem capacidades de responder a diferentes estímulos ambientais de maneira distinta, ou seja, possuem plasticidades fenotípicas distintas, o que afeta a sua diversidade, distribuição e capacidade de responder às mudanças ambientais (Cui *et al.*, 2020). Essas respostas fenotípicas de curto prazo, sem a necessidade de seleção de longo prazo, são provavelmente importantes para a capacidade de lidar com diferentes climas em uma ampla faixa de distribuição, mas também podem desempenhar papel crucial no aumento da resiliência das espécies durante as mudanças climáticas, por exemplo (Riek; Geiser, 2012).

Dentre as principais regras biogeográficas, destaco as de Allen, Bergmann e Gloger. Allen (1907) observou que as extremidades em alguns organismos, em especial aves e mamíferos, eram maiores em animais de climas mais quentes do que animais de climas frios. Propondo que como regra geral, há uma tendência acentuada para o aumento das partes periféricas sob altas temperaturas, ou em direção aos trópicos (Allen, 1907). Já a regra de Bergmann (Rensch, 1938) prevê que em animais homeotérmicos, um tamanho maior é frequentemente alcançado em climas mais frios do que em climas mais quentes, o que está ligado à termorregulação desses animais (Salewski; Watt, 2017). Rensch (1938) definiu a regra de Gloger da seguinte forma: populações de animais homeotérmicos que vivem em regiões mais quentes e úmidas apresentam mais pigmentação por melaninas do que as de regiões mais frias e secas e que, além disso, em zonas quentes e secas, prevalecem as melaninas marrom-claras, que diminuem inversamente em regiões frias. A versão complexa desta regra foca então do maior depósito de eumelanina em ambientes quentes e úmidas e maior depósito de feomelanina em locais quentes e secos, enquanto a versão simples prevê o aumento da deposição geral de melanina em climas quentes e úmidos (Delhey, 2019).

No presente estudo busquei responder se mamíferos neotropicais atendem às regras biogeográficas de Allen, Bergmann e Gloger, avaliando a aplicabilidade destas regras em espécies com diferentes portes, coloração e de ampla distribuição latitudinal, por meio de testes entre a relação das medidas de tamanho dos apêndices, tamanho corporal e claridade da cor com dados ambientais e geográficos. Para tal, foram selecionados o marsupial *Gracilinanus agilis*, o coelho *Sylvilagus minensis* e a raposa *Cerdocyon thous*. Esperamos que nestes táxons: 1) quanto maior a temperatura, maior o tamanho dos apêndices (regra de Allen); 2) maiores tamanhos corporais em menores temperaturas (regra de Bergmann); 3) coloração mais escura do dorso em maiores temperaturas e umidades (regra de Gloger).

No hemisfério norte os coelhos (*Sylvilagus*), lebres (*Lepus*) e raposas (*Vulpes* e *Alpex*) são animais modelos no estudo de regras biogeográficas, sendo inclusive

os exemplos clássicos das regras de Allen e Bergmann (Brown; Lomolino, 2006). Por isso a escolha dos equivalentes neotropicais *Sylvilagus minensis* e *Cerdocyon thous*. Já a escolha do *Gracilinanus agilis* se deu pela constatação da variação intraespecífica, onde os indivíduos do Crato/CE eram significativamente mais pálidos (apresentando uma coloração dorsal quase acinzentada) em comparação com demais exemplares examinados desta espécie ocorrentes em regiões de maior latitude (Figura 1) relativamente mais úmidas e menos quentes do centro-sudeste do Brasil (Costa; Leite; Patton, 2003).



Figura 1: A) Espécime de *G. agilis* coletado no Crato/CE (UFMG 2506), com luminância de 39,72 (mais claro), enquanto em B) um espécime de *G. agilis* coletado em Quatro Barras/PR (MHNCI 4576) mais escuro (luminância de 29,74).

As espécies escolhidas possuem ampla distribuição latitudinal, essencial para o teste das regras biogeográficas, além de possuírem diferentes portes, colorações e pertencerem a grupos distintos, permitindo uma discussão ampla e enriquecedora.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Táxons de estudo

#### 2.1.1. *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae)

Marsupial de hábito escansorial, noturno e de pequeno porte. Ocorrem em florestas tropicais e subtropicais úmidas (Voss; Lunde; Jansa, 2005) florestas sazonalmente secas do leste do Paraguai, nordeste da Argentina e leste da Bolívia, até elevações de 1.800 m (Astúa, 2015), possuem ampla distribuição latitudinal centro-leste do Brasil (Costa; Leite; Patton, 2003). Ocupa os biomas Cerrado, Caatinga e Pantanal (Paglia *et al.*, 2012), mas sua distribuição geográfica no Brasil ainda não é consenso, a aceita pela IUCN inclui uma ampla área de Mata Atlântica (Carmignotto *et al.*, 2015), porém é mais restrita que a distribuição mais recente (Figura 2) disponibilizada no SALVE (ICMBio, 2025. Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade – SALVE. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br/>. Acesso em: 13 de Mar. de 2025.).

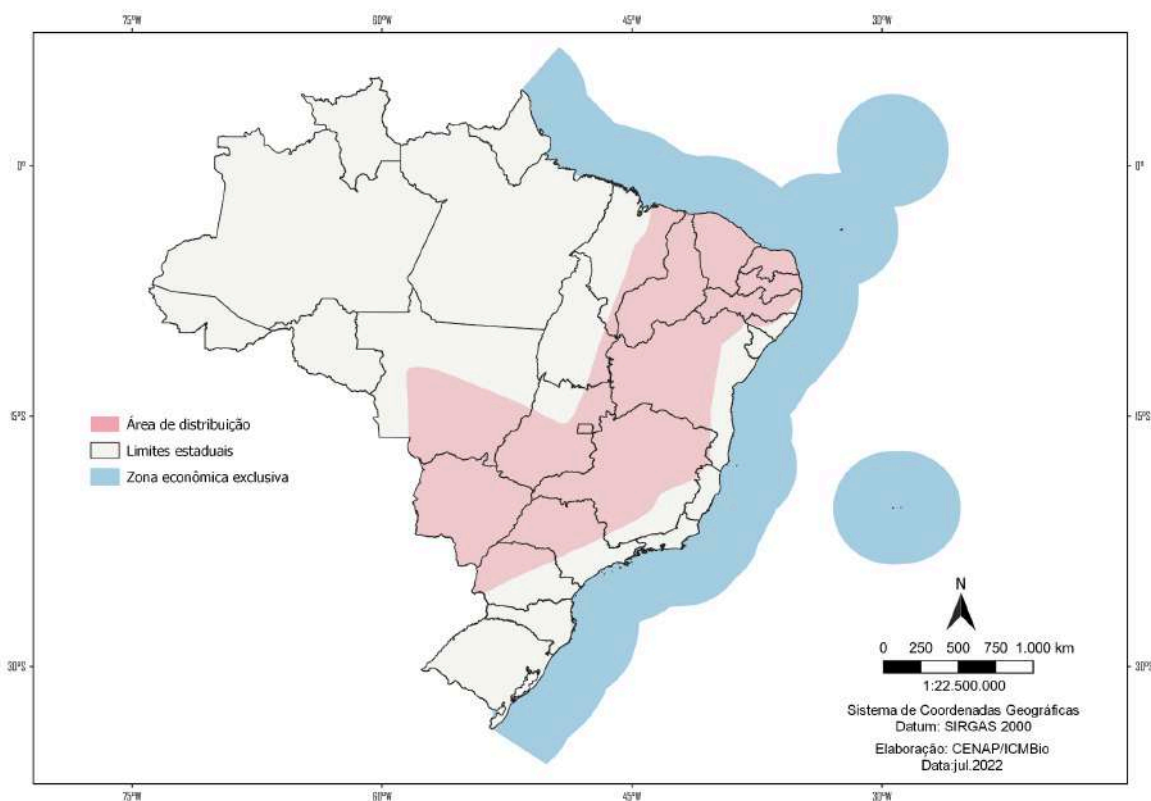


Figura 2: Distribuição nacional do marsupial *G. agilis* de acordo com sua ficha de avaliação no SALVE

É uma das menores espécies da ordem, pesando entre 13 a 40 g, de comprimento cabeça-corpo entre 81 a 115 mm e 110-158 mm de cauda (Cáceres, 2018). A coloração dorsal é castanho-acinzentada clara, com a porção terminal (laranja ou amarelada) mais curta do que em *G. microtarsus*, o que dá à pelagem dorsal um tom mais acinzentado, com fraco contraste entre a face e o dorso (Costa; Leite; Patton, 2003), possui uma faixa de pelos escurecidos ao redor dos olhos e pelagem ventral constituída de pelos de base cinza e ápice creme que se estendem do ânus ao peito (Reis, 2010).

Os espécimes utilizados foram classificados apenas entre jovens e adultos, seguindo os padrões de erupção dentária descritos para marsupiais didelfídeos (Macedo *et al.*, 2006), com os adultos apresentando o 4º molar (M4) e os jovens apenas com M1, M2 ou M3 (Figura 3).

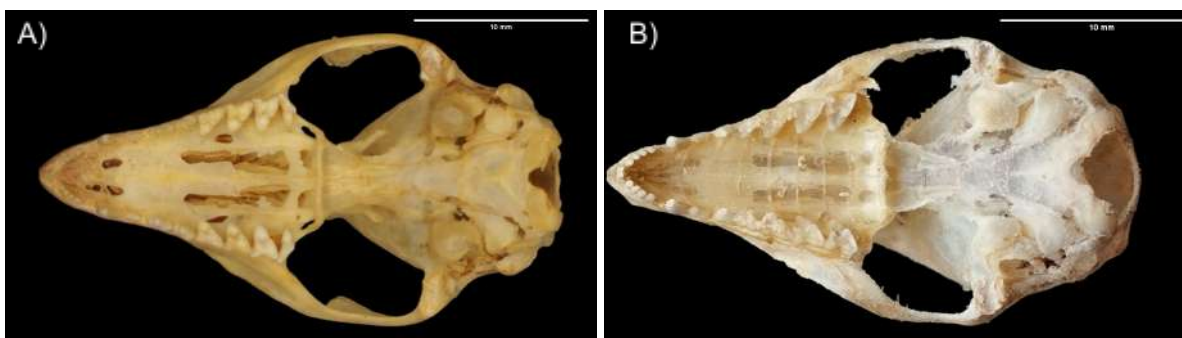


Figura 3: Espécimes de *G. agilis* das diferentes categorias etárias, em A) um espécime adulto (MNRJ 63291) com 4º molar e em B) indivíduo jovem (MZUSP 35271) com apenas 3º molar.

### 2.1.2. *Sylvilagus minensis* (Lagomorpha: Leporidae)

Possui corpo de 20 a 40 cm, cauda pequena (1 a 6 cm) e até 1,2 kg (Reis, 2010). De porte pequeno e orelhas curtas, em comparação à lebre-europeia. Os membros posteriores são mais alongados, com quatro dedos; os membros anteriores são mais curtos e com cinco dedos. Pelagem densa e curta, de dorso castanho com aspecto salpicado, resultante do bandeamento do pelo e ventre mais claro (Durant; Guevara, 2001).

Trabalhos recentes indicam que o que era conhecido como *Sylvilagus brasiliensis* é na verdade um complexo de espécies e subespécies, cuja distribuição se estende do sul do México ao norte da Argentina. A quantidade de espécies do

gênero presentes no Brasil ainda é debatida. Ruedas e colaboradores (2017) reconheceram três espécies: *S. brasiliensis*, *S. tapetillus* e *S. minensis*. Em uma atualização do trabalho anterior, Silva *et al.* (2019) apresentaram uma filogenia mais completa, reconhecendo também *S. paraguensis*. No presente, Abreu e colaboradores (2023), reconhecem quatro espécies: *S. brasiliensis* (restrita ao centro de endemismo da Floresta Atlântica de Pernambuco), *S. minensis* (distribuída pelo Cerrado Central e sudeste da Floresta Atlântica até o vale do Rio Paraíba do Sul), *S. tapetillus* (possivelmente extinta ou restrita a uma reduzida planície costeira ao sul do Vale do Paraíba do Sul, Rio de Janeiro) e *S. paraguensis* (com único registro confirmado para o Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul). Na plataforma SALVE (ICMBio, 2024) constam três espécies como válidas: *S. brasiliensis* (com distribuição estimada restrita na Mata Atlântica ao norte do rio São Francisco), *S. minensis* (ainda sem ficha de distribuição disponível) e *S. tapetillus* (com distribuição restrita ao estado do Rio de Janeiro e categorizada como Quase Ameaçada). A espécie *S. paraguensis* foi excluída da plataforma por não haver descrição formal da espécie no artigo de referência, sendo avaliada dentro de *S. minensis*. Para o restante das populações ainda não incluídas ou não nominadas nas últimas revisões, sugere-se o uso de *Sylvilagus brasiliensis sensu lato* (Smith *et al.*, 2018) ou *Sylvilagus sp.*

Para utilizar apenas uma espécie nas análises deste trabalho, foram excluídos todos os espécimes coletados fora do Brasil, os *Sylvilagus* de ocorrência acima do rio São Francisco, os espécimes de *Sylvilagus* na área de ocorrência de *S. tapetillus* e três indivíduos de *Sylvilagus* do Pantanal classificados como *S. brasiliensis sensu lato* (Cordeiro-Estrela, 2022). Assim, espero ter apenas espécimes de *S. minensis* selecionados (Figura 4).

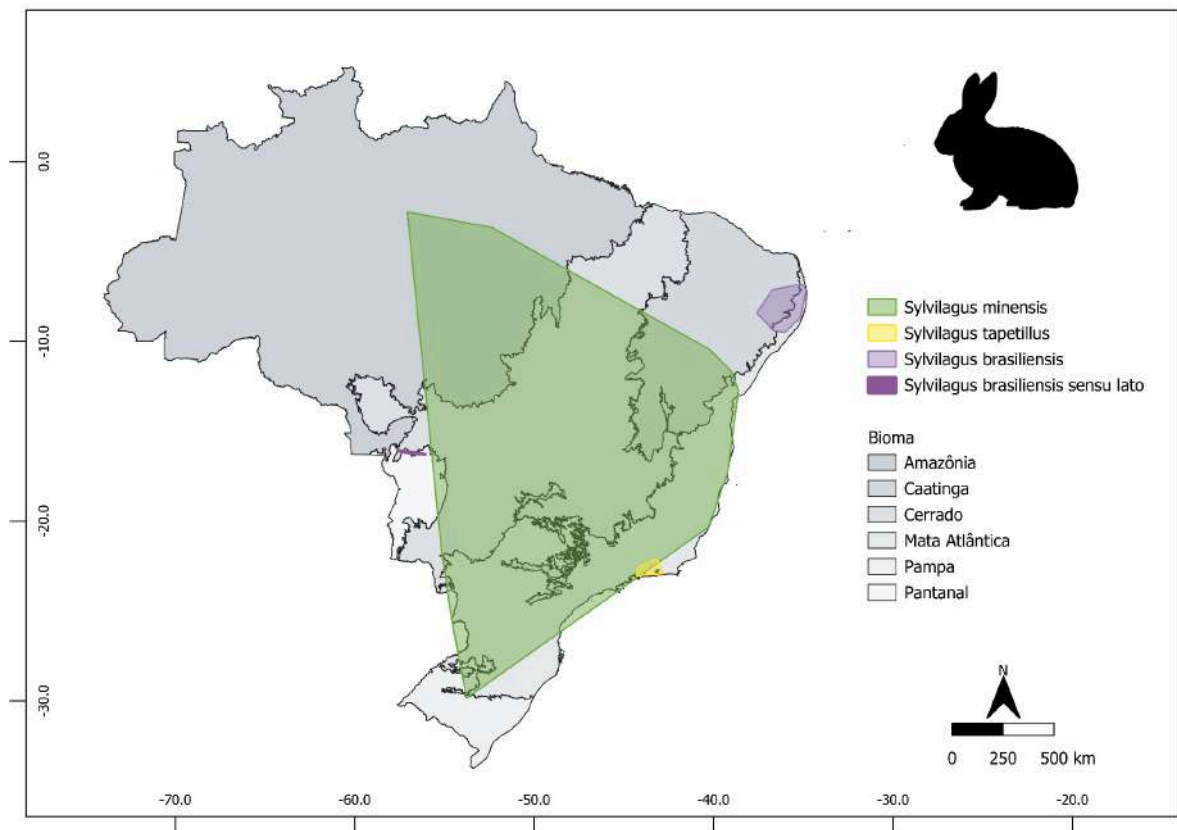


Figura 4: Polígonos da ocorrência das quatro espécies de *Sylvilagus* que ocorrem no Brasil. Em verde a área de *S. minensis*, espécie utilizada no trabalho.

Em *S. minensis* a classificação de idade foi feita observando as suturas cranianas, com os adultos apresentando fusão completa das suturas (Figura 5).

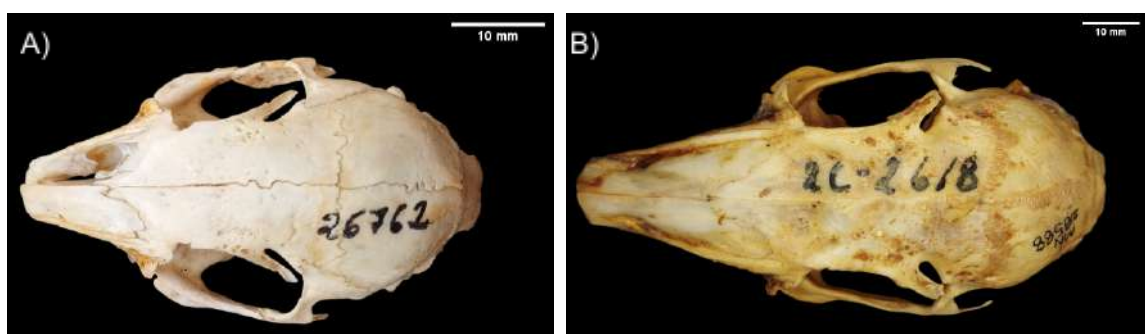


Figura 5: A) Espécime juvenil (MZUSP 26762) e espécime adulto (MNRJ 28588) de *S. minensis*.

### 2.1.3. *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae)

Sendo um canídeo majoritariamente noturno, terrestre e de pequeno a médio porte, o *C. thous* pode ser considerado um equivalente neotropical da raposa do hemisfério norte. Apenas dois trabalhos abordam aspectos sobre *C. thous* e regras biogeográficas, ambos testando a regra de Bergmann (Bubadué *et al.*, 2016; Martinez *et al.*, 2013), demonstrando como a lacuna de conhecimento sobre os mamíferos neotropicais ainda é grande.

A espécie possui ampla distribuição na América do Sul (Beisiegel *et al.*, 2013), ocorrendo do Uruguai à Colômbia, sendo encontrado em quase todo o Brasil, com ampla distribuição em todos os biomas (SALVE: ICMBio, 2025. Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade – SALVE. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br/>. Acesso em: 14 de Mar. de 2025.) (Figura 6), exceto parte da Amazônia (Tejera *et al.*, 1999; Courtenay; Maffei, 2004; Queirolo, 2016).

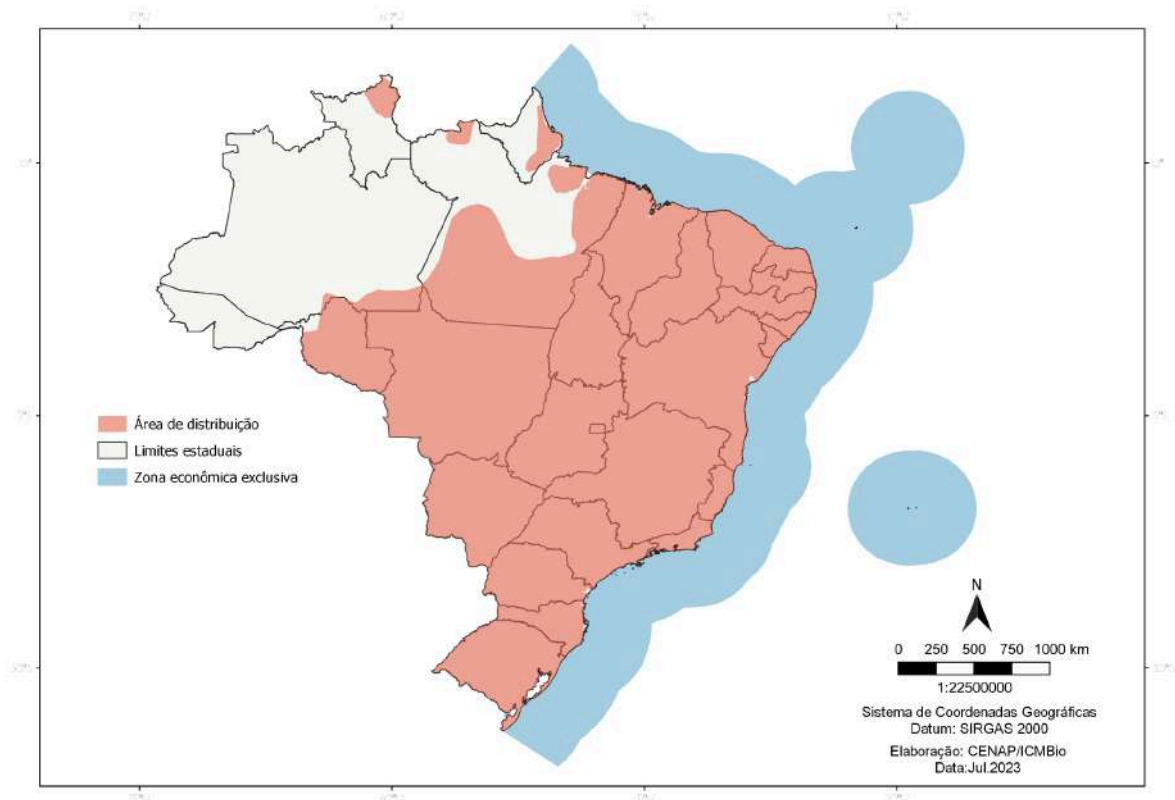


Figura 6: Distribuição nacional do canídeo *C. thous* de acordo com sua ficha de avaliação no SALVE

O comprimento cabeça-corpo varia de 90 a 120 cm e peso de 5 a 7 kg (Prist; da Silva; Papi, 2020). Sua pelagem é curta e espessa, de coloração variando do cinza ao castanho, com pelos de base amarelada (Prist; da Silva; Papi, 2020). O dorso e laterais do corpo são cinza tigrado e louro pálido, uma mistura de pelos brancos e pretos amarelados com mais preto ao longo das costas e na base da cauda, com uma linha dorsal mais escura, formada por uma faixa mediana de pelos pretos, que se estende da nuca à ponta da cauda (Berta, 1982). São apontadas diferenças de coloração entre jovens e adultos (Castelló, 2018) e entre populações de diferentes biomas (Beisiegel *et al.*, 2013), porém essas diferenças podem ser de pouco ou nenhum valor taxonômico, pois apresentam variações mesmo quando encontrados na mesma localidade (Cabrera, 1931), conforme ilustrado abaixo (Figura 7).



Figura 7: Espécimes de diversas colorações de *Cerdocyon thous* coletadas no Paraná.

As orelhas são largas e redondas, relativamente curtas (Castelló, 2018). A cauda é longa e estreita, não espessa, da mesma cor do dorso, preta na parte superior e na ponta (Castelló, 2018). Sua fórmula dentária: I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/3 = 42 (Gudinho; Weksler, 2021), por isso, a classificação etária foi feita pela observação da presença (adultos) ou ausência (jovens) do 2º molar na maxila (Figura 8).

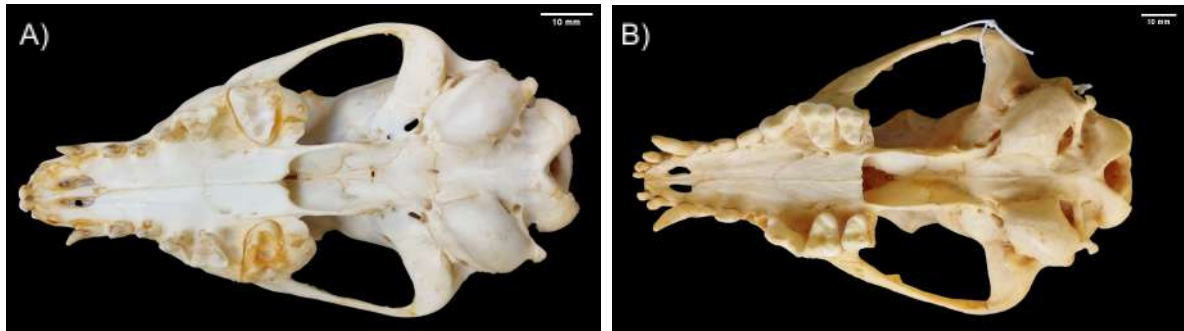


Figura 8: A) Juvenil (MHNCI 3727) e B) adulto (MHNCI 132) de *C. thous*.

## 2.2. Coleta de dados

Os espécimes analisados estão depositados em 11 coleções biológicas brasileiras: Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Paraíba (CMUFPB), localizada em João Pessoa/PB; Coleção de Mamíferos da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), localizada em Recife/PE; Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES-MAM), pertencente ao Departamento de Ciências Biológicas, localizada em Vitória/ES; Coleção do Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML-Mamíferos), pertencente ao Instituto Nacional da Mata Atlântica (INMA), localizada em Santa Teresa/ES; Coleção Mastozoológica da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), localizada em Belo Horizonte/MG; Coleção de Mastozoologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCN-M e MCN-MZ), localizada em Belo Horizonte/MG; Coleção de Mastozoologia Universidade Federal de Viçosa (UFV), localizada em Viçosa/MG; Coleção de Mamíferos do Museu Nacional (MAM/MNRJ), localizada na cidade do Rio de Janeiro/RJ; Coleção de Mamíferos do Museu de Zoologia da UNICAMP (ZUEC-MAM), pertencente ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, em São Paulo; Coleção Mastozoológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (USP), localizada no município de São Paulo, com acrônimo MZUSP; Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI) pertencente ao Departamento de Pesquisa e Conservação da Fauna da Secretaria Municipal do Meio Ambiente da Prefeitura de Curitiba, no Paraná. As

visitas foram realizadas no período de março de 2022 a abril de 2023, apenas o material da ZUEC-MAM foi obtido por empréstimo.

No total foram examinados 1.508 espécimes pertencentes às espécies-alvo (Apêndice E), sendo 1.395 com coordenadas geográficas, 1.232 possuem sexo informado e 1.411 tiveram a categoria etária determinada. Quanto às medidas corporais, a quantidade de espécimes com informação variou de 859 a 996, enquanto as variáveis cranianas foram medidas em 922 indivíduos e a cor em 1.022. Totalizando então 6.415 medidas corporais coletadas, 3.357 medidas cranianas feitas e 59.224 dados de cor coletados (Apêndice A).

### **2.2.1. Abrangência geográfica**

As coordenadas geográficas registradas nas coleções ou etiquetas dos espécimes foram padronizadas para graus decimais em valor absoluto. Nos espécimes sem essa informação, foram utilizadas as coordenadas do centroide pelo site GPS Coordinates (<https://www.gps-coordinates.net/>) do município ou estado, nesta ordem, de acordo com as informações disponíveis. Em caso de espécimes coletados em unidades de conservação, este local foi utilizado para obtenção das coordenadas pelo site Google Maps ([google.com.br/maps](https://google.com.br/maps)). Após este levantamento e padronização obtivemos as localidades totais utilizadas nas análises e ilustradas na figura 9, onde a intensidade da coloração representa a quantidade de pontos de ocorrência em cada hexágono.

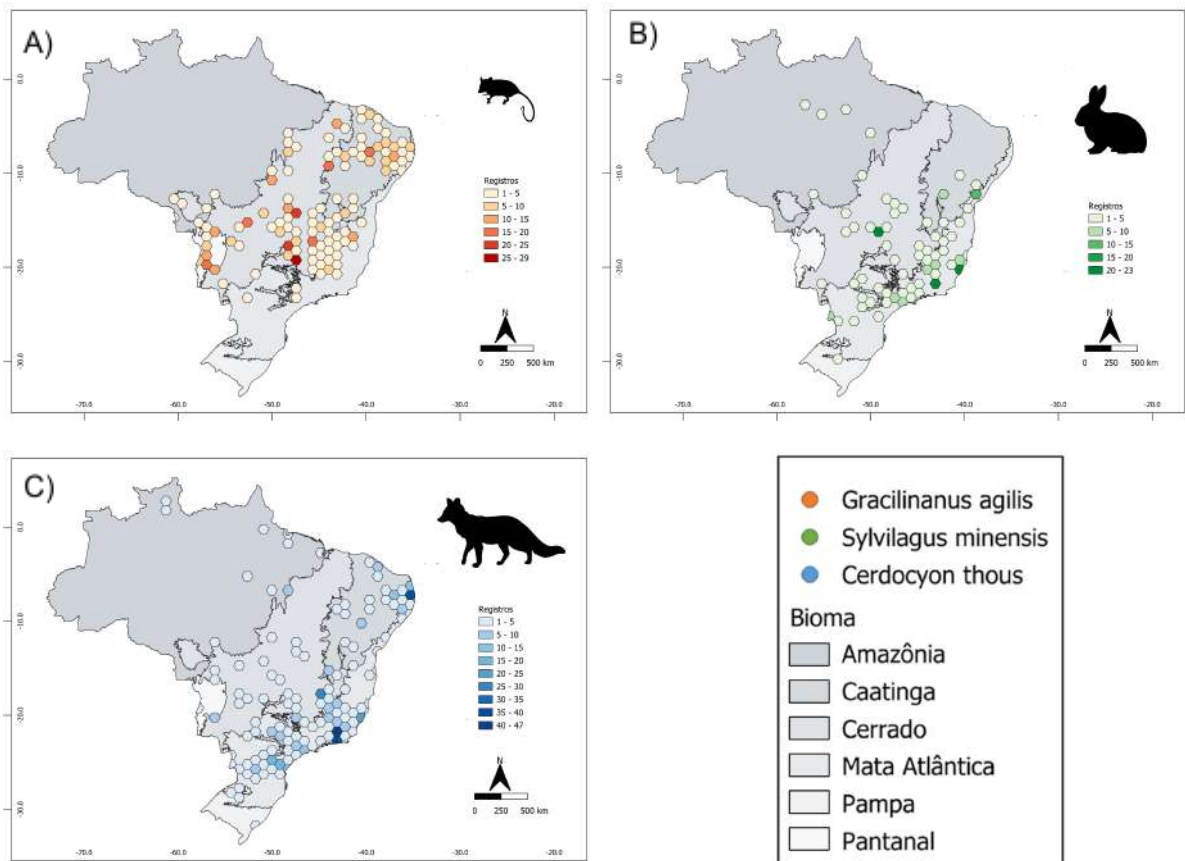


Figura 9: Localidades e contagem dos espécimes de A) *Gracilinanus agilis*, B) *Sylvilagus minensis* e C) *Cerdocyon thous* utilizadas no presente estudo.

### 2.2.2. Medidas corporais

As variáveis comprimento cabeça-corpo, comprimento da cauda, comprimento da pata posterior, comprimento da orelha e peso são as cinco medições propostas para uma coleta de dados uniforme (Moojen, 1943). A metodologia utilizada para essas mensurações são amplamente conhecidas e utilizam os mesmos marcos anatômicos, podem então ser consideradas como medidas padrão brasileiras (Cerqueira, 2007). As medidas destas variáveis, quando disponíveis nos registros das coleções e nas etiquetas de identificação dos exemplares (Figura 10), foram utilizadas posteriormente nas análises.

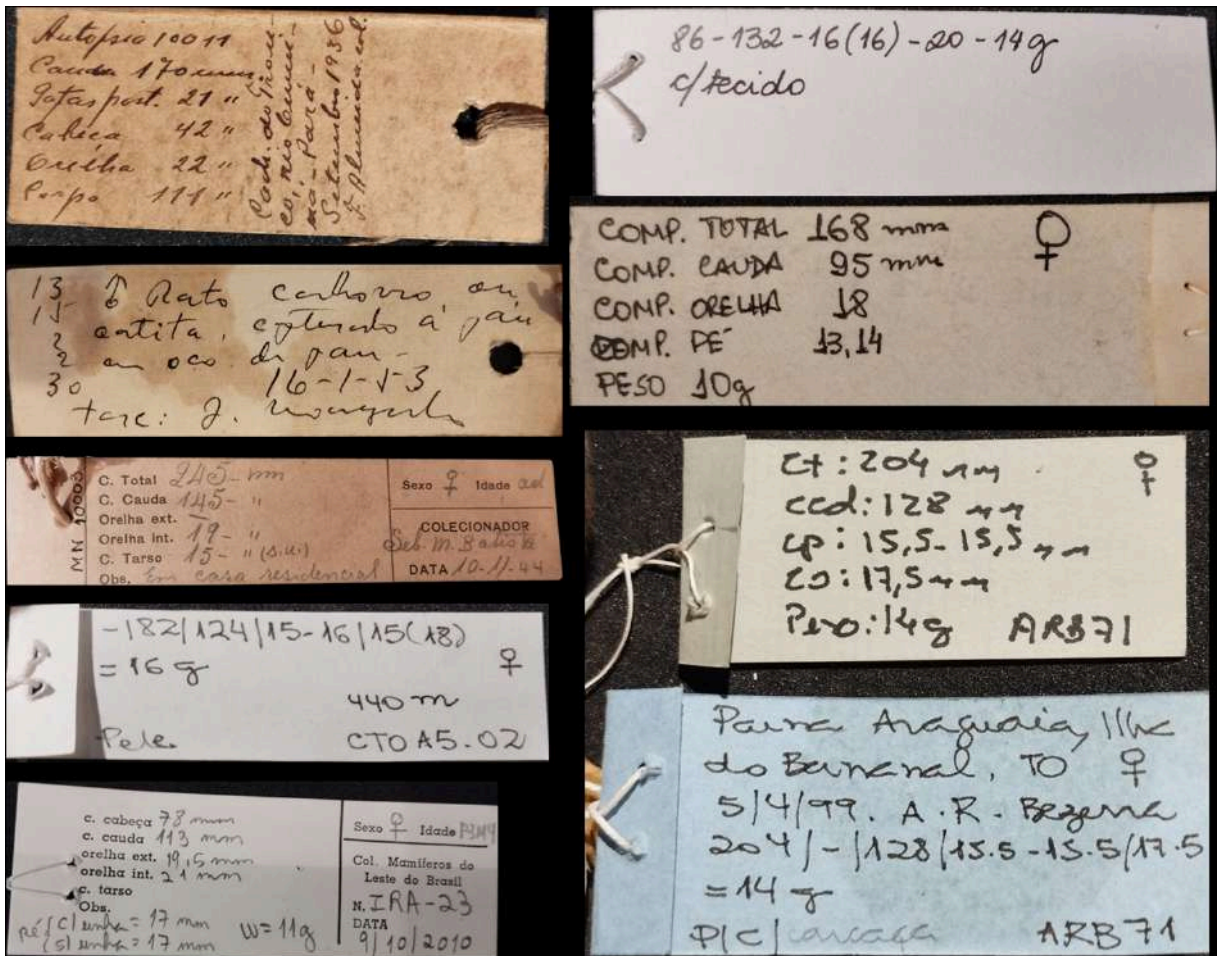


Figura 10: Exemplos de etiquetas com as medidas corporais.

Para a medida do comprimento total do crânio (comprimento côndilo basal) foi utilizado um paquímetro digital (modelo Absolute - Mitutoyo®) e trena (apenas para *C. thous*). Já as informações de sexo e ano de coleta foram retiradas dos registros disponibilizados pelas coleções e também através da revisão dos dados de etiqueta. Nos espécimes sem crânio a classificação etária foi feita de acordo com o peso e tamanho corporal, sendo esta estimativa necessária para obter um maior número de amostras. Os indivíduos para os quais não foi possível fazer a estimativa de idade foram desconsiderados nas análises posteriores.

### 2.2.3. Cor da pelagem

A cor foi mensurada por espectrofotômetro de esfera portátil modelo HPS Pro (Coralis®, São Paulo, SP, Brasil), que possui geometria de medição D/8, com

componente especular inclusa (SCI), dois graus de observação ( $2^\circ$  e  $10^\circ$ ) e é capaz de medir a faixa de espectro de 400 a 700 nm, com intervalo espectral de 20 nm. Sua fonte de luz é LED e possibilita a escolha de diversos padrões de iluminantes e espaços de cor. Com 31 mm de diâmetro, 102 mm de altura e apenas 90 g ele é portátil e tem conectividade com dispositivos móveis e computadores.

O espectrofotômetro é um instrumento de análise capaz de medir e comparar a quantidade de luz absorvida, transmitida ou refletida por uma determinada amostra. Ele possui uma luz de comprimento de onda conhecido, que incide na amostra e retorna ao sensor, possibilitando mensurar a quantidade de radiação eletromagnética absorvida pela amostra e conseqüentemente sua cor, sendo uma abordagem quantitativa e padronizada na medição da cor em organismos.

Este aparelho permite medição no espaço de cor CIELAB, onde o  $L^*$  corresponde à luminosidade,  $a^*$  o eixo do vermelho ao verde e  $b^*$  o eixo do amarelo ao azul. Assim cada cor corresponde a um ponto neste espaço tridimensional, quanto mais escura sua cor, mais próximo a  $L^*=0$  e quanto mais clara  $L^*=100$  (Figura 11).

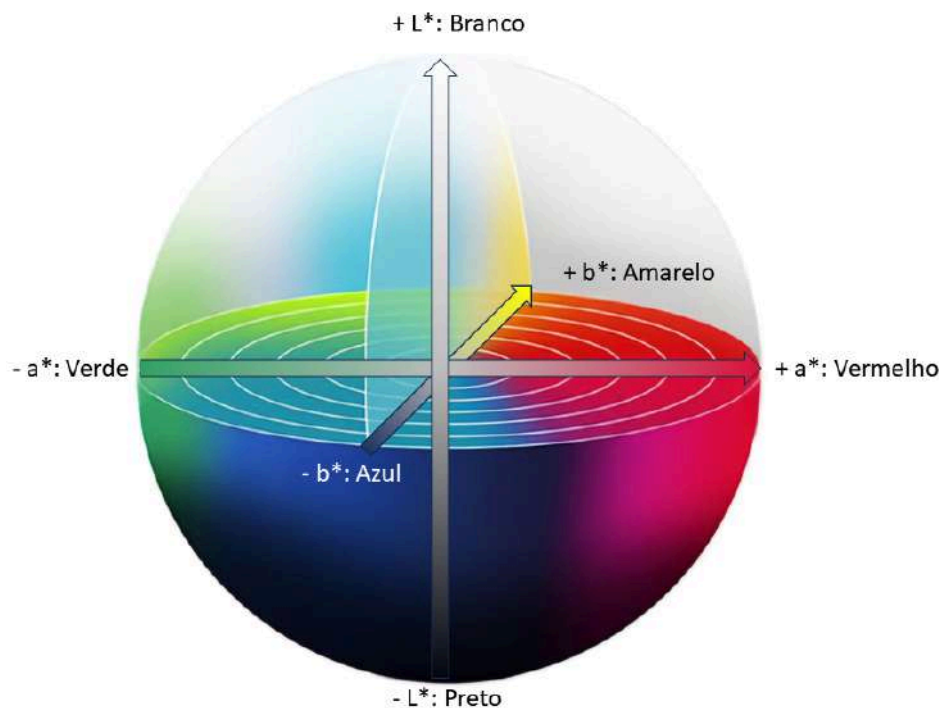


Figura 11: Espaço tridimensional de cor CIELAB (Modificado de Konica Minolta Sensing).

A coleta da coloração do dorso foi semelhante nas três espécies, diferindo na quantidade de pontos, pelo tamanho dos espécimes (Figura 12). Em *C. thous*, foram feitas 30 medidas de cor no dorso: 10 na faixa central, classificado neste trabalho como listra e 20 medidas (10 de cada lado) nas faixas laterais à listra, denominada como dorso. Desta forma, excluímos a influência da faixa escura, característica da espécie, na cor total do indivíduo. Em *S. minensis* e *G. agilis*, que tem espécimes menores, foram feitas 10 e 5 medidas aleatórias na linha medial do dorso, respectivamente. Para cada medição o aparelho foi firmemente apoiado no espécime para não permitir a entrada de outras fontes de luz no sensor e foram realizadas tréplicas, considerando apenas a sua média nas análises posteriores.

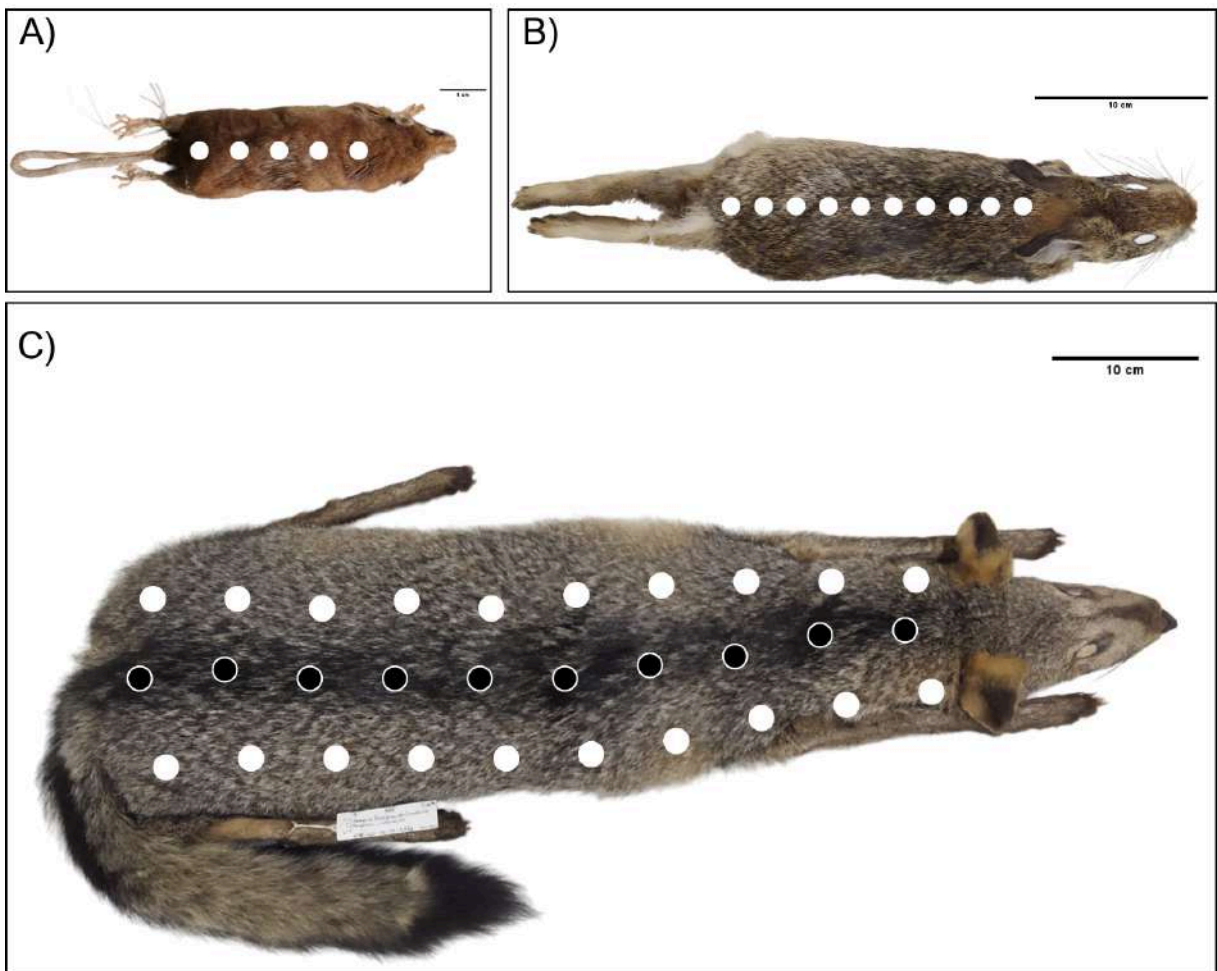


Figura 12: Pontos de medição da coloração da pelagem. Em A) *Gracilinanus agilis*, B) *Sylvilagus minensis* e C) *Cerdocyon thous*. Os pontos brancos chamados de cor do dorso e os pontos pretos, exclusivos em *C. thous*, de cor da listra.

#### 2.2.4. Variáveis ambientais

Da plataforma WorldClim version 2.1 (Fick; Hijmans, 2017) foram coletadas as variáveis: radiação solar e pressão de vapor d'água (dados climáticos de 1970-2000, 2,5 minutos); temperatura e precipitação (médias das variáveis bioclimáticas dos anos 1970-2000, 2,5 minutos, sendo respectivamente a BIO1 e BIO12) e elevação (derivada de SRTM, 2,5 minutos). Da plataforma CHELSA (Brun *et al.*, 2022) foi utilizada a evapotranspiração potencial (média mensal).

Com a temperatura anual média (BIO1) e pressão parcial de vapor d'água média, foi calculada a pressão de saturação de água média Magnus, utilizando a equação de August–Roche–Magnus (Alduchov; Eskridge, 1996) descrita abaixo (Equação 1). A umidade relativa é calculada dividindo a pressão parcial de vapor d'água média pela pressão de saturação de água média Magnus, onde  $e_s$  é a pressão de saturação de vapor (em hPA) e  $T$  a temperatura (anual média em °C).

$$e_s(T) = 6,1094 \exp\left(\frac{17,625T}{T+243,04}\right) \quad (1)$$

Utilizando a equação empírica apresentada por Stull (2011) foi possível calcular a temperatura de bulbo úmido, com os dados de temperatura e umidade relativa (Equação 2). Onde  $T_w$  é a temperatura de bulbo úmido,  $T$  é a temperatura e  $RH$  a umidade relativa.

$$T_w = T \arctan(0,151977 \sqrt{RH + 8,313659}) + 0,00391838 \sqrt{RH^3} \arctan(0,023101RH) - \arctan(RH - 1,676331) + \arctan(T + RH) - 4,686035 \quad (2)$$

Esta é uma aproximação para a temperatura de bulbo úmido média anual, utilizada como fator ambiental para as regras de Allen e Bergmann, a partir das médias anuais de umidade relativa e temperatura, pois os dados de temperatura de bulbo úmido não estão disponíveis diretamente.

### 2.3. Análise de dados

Todas as análises de dados foram realizadas no software Jamovi versão 2.6 (The jamovi project, 2023). De início foi feita uma análise exploratória sobre o conjunto de dados coletados de cada espécie, além de testes de normalidade

(Shapiro-Wilk) e homogeneidade das variâncias (Levene), para verificar a natureza das variáveis e assim quais os testes estatísticos mais adequados a serem utilizados a posteriori. Correlações entre as variáveis foram realizadas como forma de exploração dos dados e relação das variáveis, e foram consideradas como fraquíssimas (0,00 a 0,19), fracas (de 0,20 a 0,39), moderadas (de 0,40 a 0,69), fortes (de 0,70 a 0,89) e fortíssimas (de 0,90 a 1,00), com todos os valores descritos sendo absolutos.

Apenas os indivíduos adultos que possuíam coordenadas de localidade foram utilizados. Para definição estrita das regras foram consideradas como variáveis de tamanho de apêndice: comprimento da cauda, comprimento da pata posterior e comprimento da orelha; tamanho corporal: comprimento total do crânio, comprimento cabeça-corpo e peso; claridade da cor da pelagem: luminância ( $L^*$ ).

Utilizei a temperatura de bulbo úmido como variável ambiental nas análises das regras de Allen e Bergmann. Nas análises da regra de Gloger a variável ambiental considerada foi a interação da temperatura média anual com a umidade relativa.

Outras variáveis como temperatura média anual ( $^{\circ}\text{C}$ ), evapotranspiração potencial ( $\text{kg}/\text{m}^2$ ), latitude (GD), elevação (m), umidade relativa (%), precipitação anual (mm) e radiação solar ( $\text{kJ}/\text{m}^2$ ) também foram abordadas no presente trabalho.

As análises das regras e demais variáveis descritas acima, foram feitas utilizando Modelos Lineares Generalizados (GzLM), que são mais flexíveis que a regressão linear, visto que um único algoritmo pode ser usado para ajustar diversos modelos (Nelder; Wedderburn, 1972) e por isso optei por sua utilização. O GzLM relaciona a distribuição da variável resposta aos preditores lineares por meio de uma função de ligação, neste caso, um modelo linear de máxima verossimilhança. O teste de hipótese utilizado nas análises de GzLM (teste de Wald) apresenta seu resultado em valor-z, que mede a razão entre o coeficiente e o seu erro padrão, assim quanto mais distante este valor de 0 indica que a estimativa do coeficiente é grande o suficiente para ser estatisticamente diferente de 0, mesmo critério utilizado

por Milberg e colaboradores (2021), consideramos valores-z entre -2 e +2 são como estatisticamente não-significativos.

Para as regras de Allen, Bergmann e Gloger, apresentei o valor-z e a medida de ajuste do modelo ( $R^2$ ) das análises das variáveis morfológicas com a variável ambiental. Em *G. agilis* as análises foram feitas para cada sexo separadamente, visto o dimorfismo em todas as variáveis de apêndices e tamanho corporal, *S. minensis* apresentou dimorfismo apenas em comprimento da cauda e comprimento cabeça-corpo, por isso apenas nessas variáveis machos e fêmeas foram analisados separadamente, já em *C. thous* as análises separadas foram feitas apenas em L\* (dorso) e b\* (listra).

Para investigação da diferença entre as categorias etárias e sexo, utilizei teste U de Mann-Whitney, com as variáveis morfológicas como dependentes, considerando a diferença média entre os grupos ( $\delta^2$ ). Também usei GzLM para determinar se as características morfológicas têm relação com o ano de coleta, que, por ser contínuo, foi incluído como covariável. Apenas os indivíduos adultos foram utilizados nas análises de dimorfismo sexual e tempo de coleta.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Categoria etária

Foram analisados 595 indivíduos de *G. agilis*, sendo 559 classificados como adultos e 36 juvenis. Os fatores comprimento da cauda ( $\delta^2 = 37,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento da pata posterior ( $\delta^2 = 2,50$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento da orelha ( $\delta^2 = 5,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = 5,43$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = 31,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), peso ( $\delta^2 = 14,70$ , p-valor  $< 0,001$ ),  $L^*$  ( $\delta^2 = 1,60$ , p-valor = 0,00),  $a^*$  ( $\delta^2 = 0,53$ , p-valor = 0,04) e  $b^*$  ( $\delta^2 = 1,31$ , p-valor  $< 0,001$ ) foram diferentes nos dois grupos etários analisados (Figura 14). Ou seja, todas as variáveis apresentaram diferença, incluindo a coloração, com os jovens mais escuros e acinzentados que os adultos (Figura 13).



Figura 13: A) Espécime juvenil de *G. agilis* (MNRJ 72687), mais escuro e acinzentado (luminância de 35,14), em B) o espécime adulto de *G. agilis* (MNRJ 75132), mais claro e avermelhado/amarelado (luminância de 44,69).

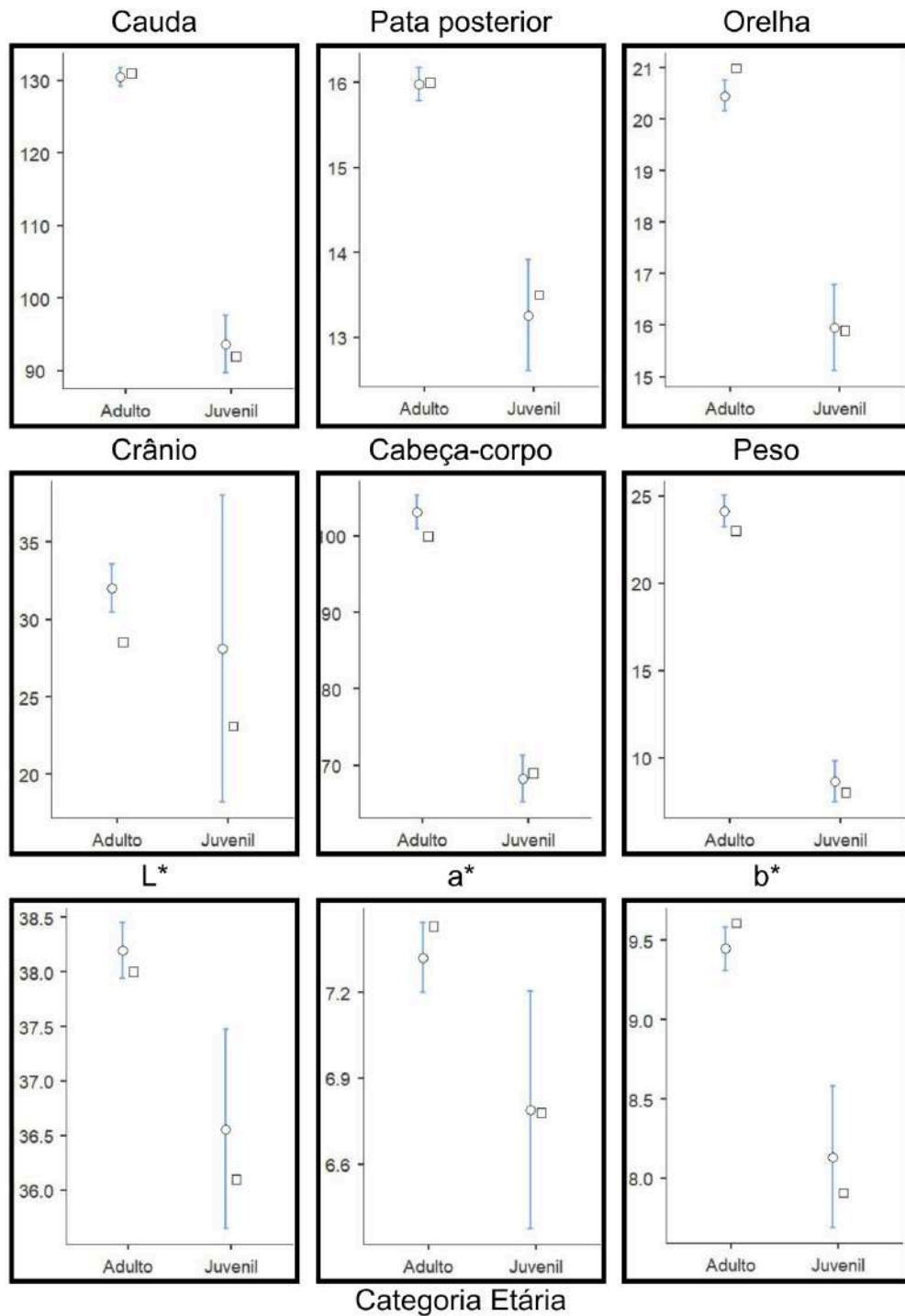


Figura 14: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Gracilinanus agilis* e a categoria etária (Adulto e Juvenil). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

Para *S. minensis* foram 248 indivíduos, 206 classificados como adultos e 42 como juvenis. Com resultados: Comprimento da cauda ( $\delta^2 = 8,00$ , p-valor = 0,00), comprimento pata posterior ( $\delta^2 = 31,00$ , p-valor < 0,001), comprimento da orelha ( $\delta^2 = 22,00$ , p-valor < 0,001), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = 11,86$ , p-valor = 0,01), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = 165,00$ , p-valor < 0,001), peso ( $\delta^2 = 755,00$ , p-valor < 0,001),  $L^*$  ( $\delta^2 = 1,60$ , p-valor = 0,03),  $a^*$  ( $\delta^2 = -0,24$ , p-valor = 0,30) e  $b^*$  ( $\delta^2 = 0,05$ , p-valor = 0,88), ou seja, todas as variáveis morfométricas apresentaram diferença entre os grupos analisados (Figura 16). Também foi observada diferença na coloração, os indivíduos jovens apresentam uma coloração marrom uniforme, enquanto os adultos têm um aspecto salpicado no dorso (Figura 15), por conta da distribuição diferencial dos pigmentos ao longo do pelo. A presença de pigmentos claros no pelo dos adultos pode explicar a diferença na coloração medida, com adultos sendo em média mais claros que os juvenis.



Figura 15: Fotografia digital de dois indivíduos de *S. minensis*, com o juvenil acima e adulto abaixo, evidenciando a diferença de tamanho e coloração entre um indivíduo juvenil (MCN-M 1999) e um adulto (MCN-M 860).

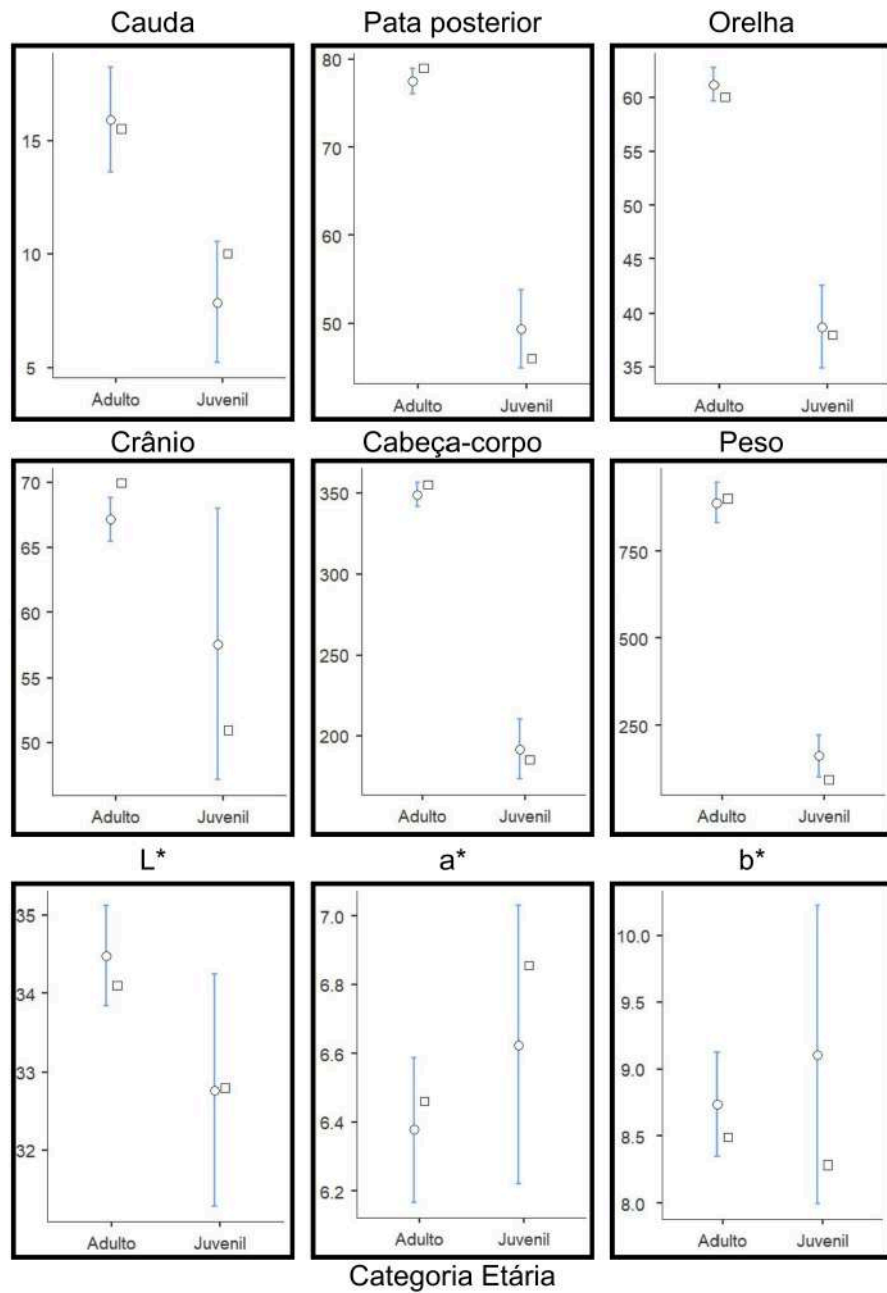


Figura 16: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Sylvilagus minensis* e a categoria etária (Adulto e Juvenil). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

Em *C. thous* foram analisados 555 indivíduos, sendo 513 classificados como adultos e 42 juvenis. Todas as medidas de apêndices e tamanho corporal tiveram diferença entre os grupos (Figura 17): comprimento da cauda ( $\delta^2 = 70,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento da pata posterior ( $\delta^2 = 19,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento da orelha ( $\delta^2 = 8,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = 45,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = 165,00$ , p-valor  $< 0,001$ ) e peso ( $\delta^2 = 3324,59$ , p-valor  $< 0,001$ ). Já em relação aos eixos de cor sendo dorso e listra, respectivamente, L\* ( $\delta^2 = 1,40$ , p-valor = 0,20;  $\delta^2 = -1,00$ , p-valor = 0,45), a\* ( $\delta^2 = -0,21$ , p-valor = 0,30;  $\delta^2 = -0,96$ , p-valor  $< 0,001$ ) e b\* ( $\delta^2 = 0,26$ , p-valor = 0,51;  $\delta^2 = -0,49$ , p-valor = 0,23), houve diferença apenas na coloração da listra, com os adultos possuindo a listra dorsal mais acinzentada enquanto a dos jovens é mais avermelhada.

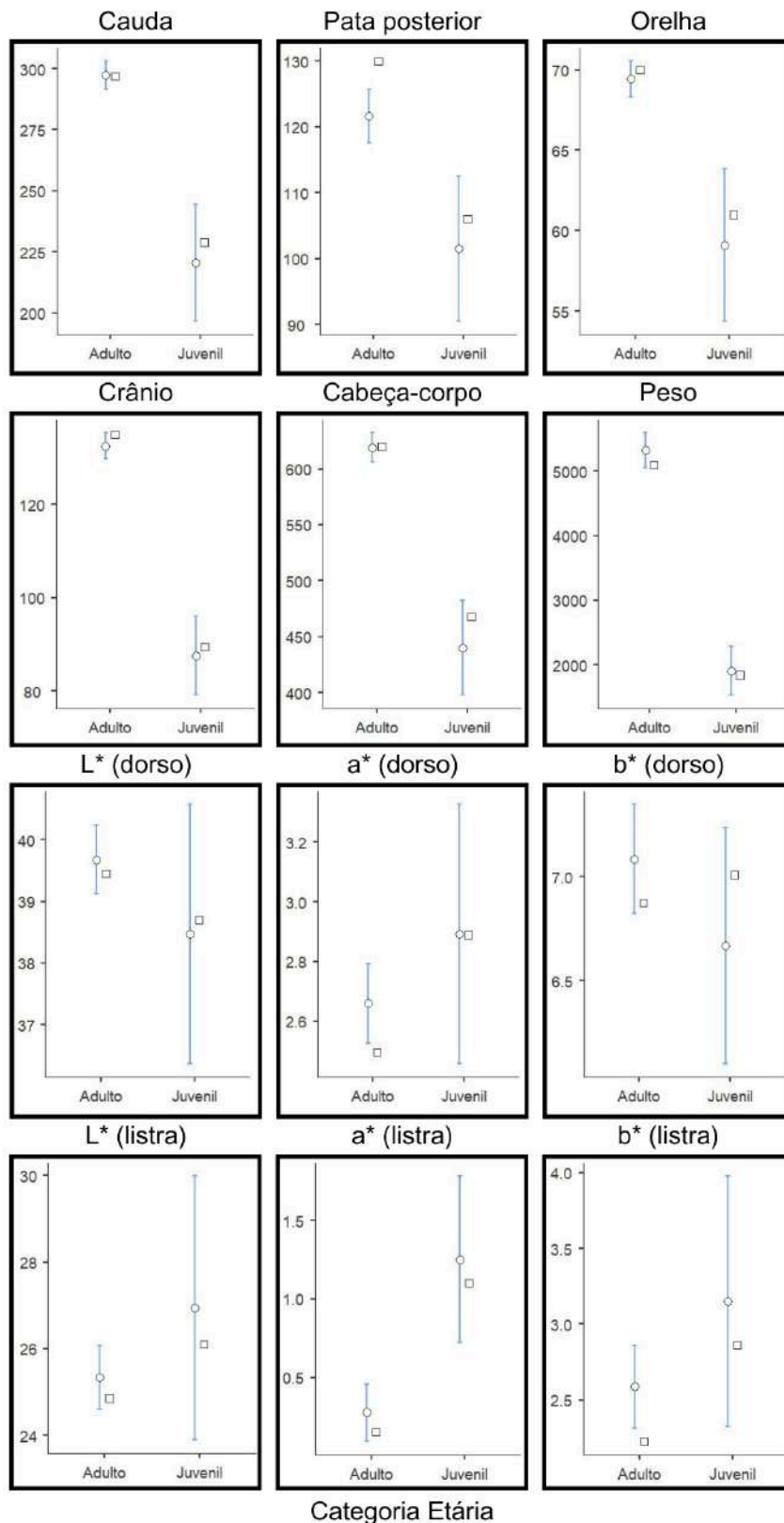


Figura 17: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Cerdocyon thous* e a categoria etária (Adulto e Juvenil). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

### 3.2. Dimorfismo sexual

Conforme o descrito em Costa; Leite; Patton (2003) para *G. agilis*, todas as variáveis de apêndices e tamanho corporal apresentaram diferença entre os sexos nos 522 espécimes avaliados (210 fêmeas e 312 machos), não sendo observada diferença entre as fêmeas e machos em nenhuma variável de cor (Figura 18): Comprimento da cauda ( $\delta^2 = -9,00$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento da pata posterior ( $\delta^2 = -0,50$ , p-valor = 0,01), comprimento da orelha ( $\delta^2 = -0,50$ , p-valor = 0,04), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = -0,98$ , p-valor  $< 0,001$ ), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = -8,00$ , p-valor  $< 0,001$ ) e peso ( $\delta^2 = -5,00$ , p-valor  $< 0,001$ ); L\* ( $\delta^2 = 0,10$ , p-valor = 0,63), a\* ( $\delta^2 = 0,10$ , p-valor = 0,43) e b\* ( $\delta^2 = -0,09$ , p-valor = 0,56).

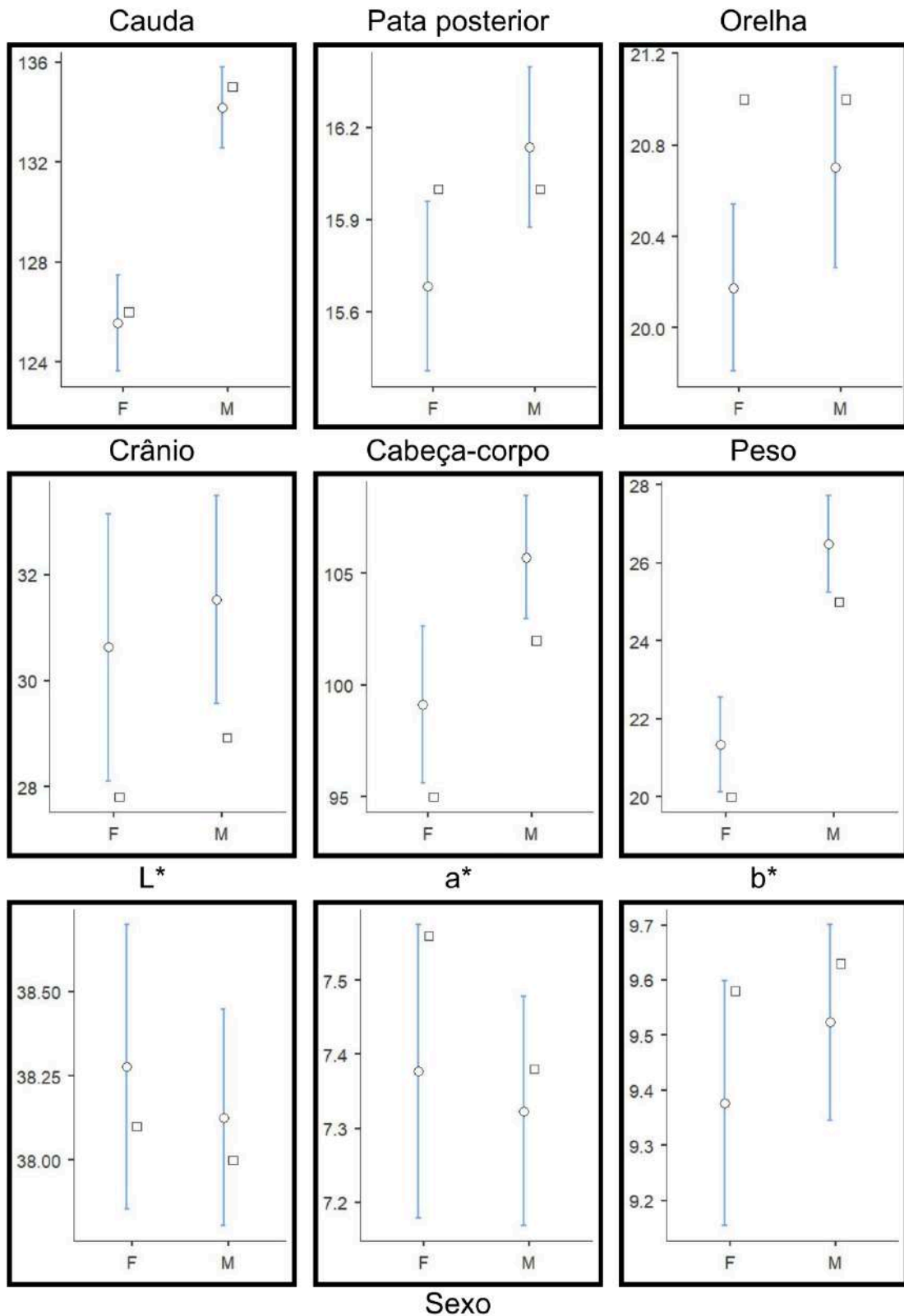


Figura 18: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Gracilinanus agilis* e o sexo (F = Fêmeas; M = Machos). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

*S. minensis* também apresentou dimorfismo sexual, porém com as fêmeas maiores que os machos (Reis, 2010). Apenas comprimento da cauda e comprimento cabeça-corpo apresentaram diferença entre sexos (Figura 19): Comprimento da cauda ( $\delta^2 = 5,00$ , p-valor = 0,02), comprimento da pata posterior ( $\delta^2 = 1,00$ , p-valor = 0,37), comprimento da orelha ( $\delta^2 = 0,00$ , p-valor = 0,61), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = -0,44$ , p-valor = 0,64), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = 22,23$ , p-valor = 0,04), peso ( $\delta^2 = 100,00$ , p-valor = 0,07),  $L^*$  ( $\delta^2 = -0,10$ , p-valor = 0,93),  $a^*$  ( $\delta^2 = -0,08$ , p-valor = 0,74) e  $b^*$  ( $\delta^2 = -0,23$ , p-valor = 0,52). Foram 206 espécimes avaliados, sendo 85 fêmeas e 78 machos.

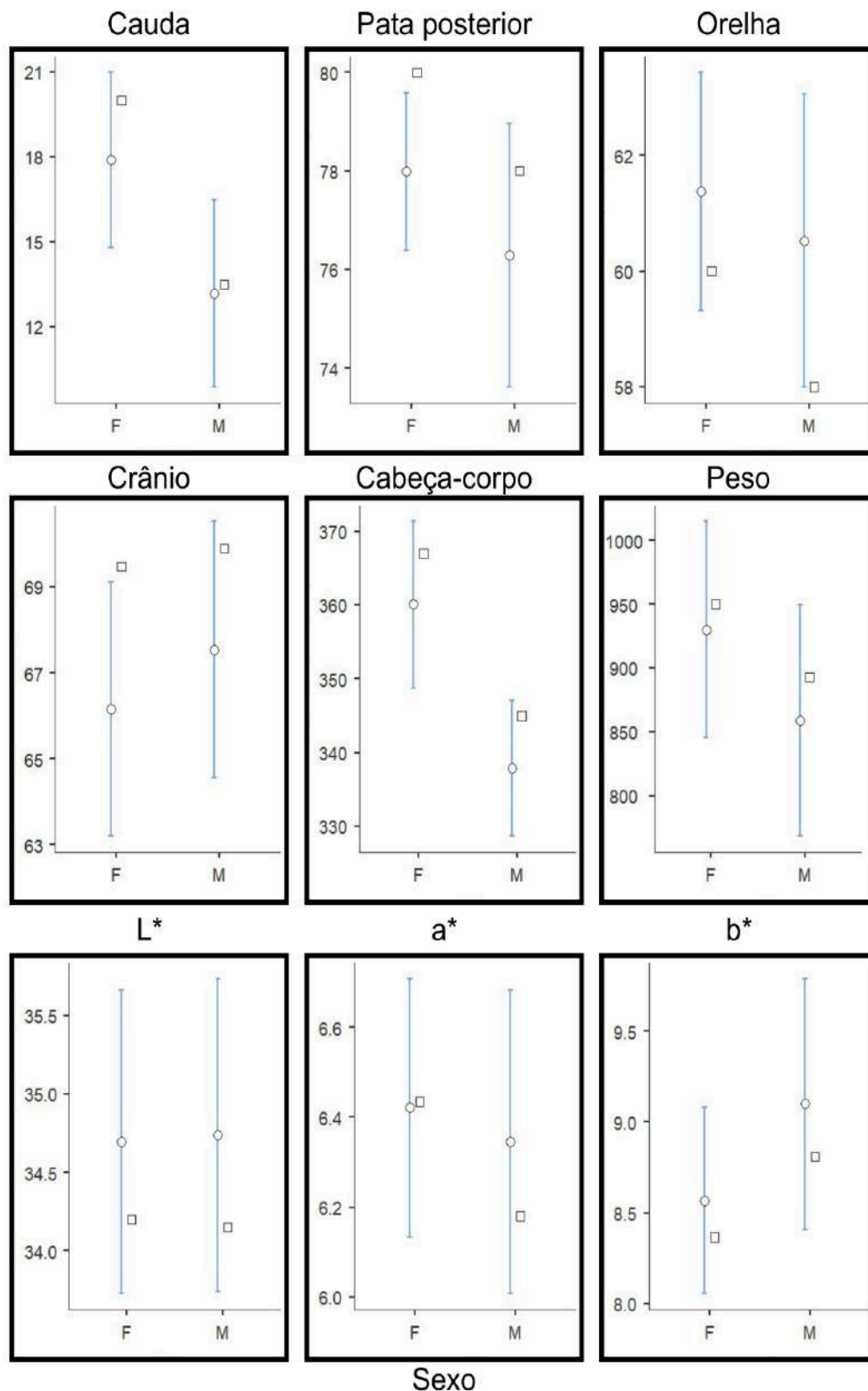


Figura 19: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Sylvilagus minensis* e o sexo (F = Fêmeas; M = Machos). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

As análises realizadas também corroboram com o descrito na literatura para *C. thous*, em que a espécie não possui dimorfismo sexual no tamanho corporal e dos apêndices (Sillero-Zubiri, 2009). Porém, foi constatado na análise de pelagem que há diferença na coloração entre os sexos, com as fêmeas mais claras que os machos. Esta diferença foi muito pequena (tamanho do efeito = 0,19), indicando o porquê não ser percebida nos diversos estudos taxonômicos e morfológicos sobre a espécie. Foram 513 espécimes avaliados, sendo 181 fêmeas e 210 machos, apresentando dimorfismo sexual apenas a claridade da cor do dorso e b\* da listra (Figura 20): Comprimento da cauda ( $\delta^2 = -2,00$ , p-valor = 0,52), comprimento da pata posterior ( $\delta^2 = -3,00$ , p-valor = 0,10), comprimento da orelha ( $\delta^2 = -1,00$ , p-valor = 0,32), comprimento total do crânio ( $\delta^2 = -1,00$ , p-valor = 0,26), comprimento cabeça-corpo ( $\delta^2 = -10,00$ , p-valor = 0,28), peso ( $\delta^2 = -200,00$ , p-valor = 0,34) e nos eixos de cor sendo dorso e listra, respectivamente, L\* (t-valor = 2.06, p-valor = 0.04;  $\delta^2 = 1,50$ , p-valor = 0,07), a\* ( $\delta^2 = 0,05$ , p-valor = 0,72;  $\delta^2 = 0,19$ , p-valor = 0,25) e b\* ( $\delta^2 = 0,35$ , p-valor = 0,26;  $\delta^2 = 0,63$ , p-valor = 0,02).

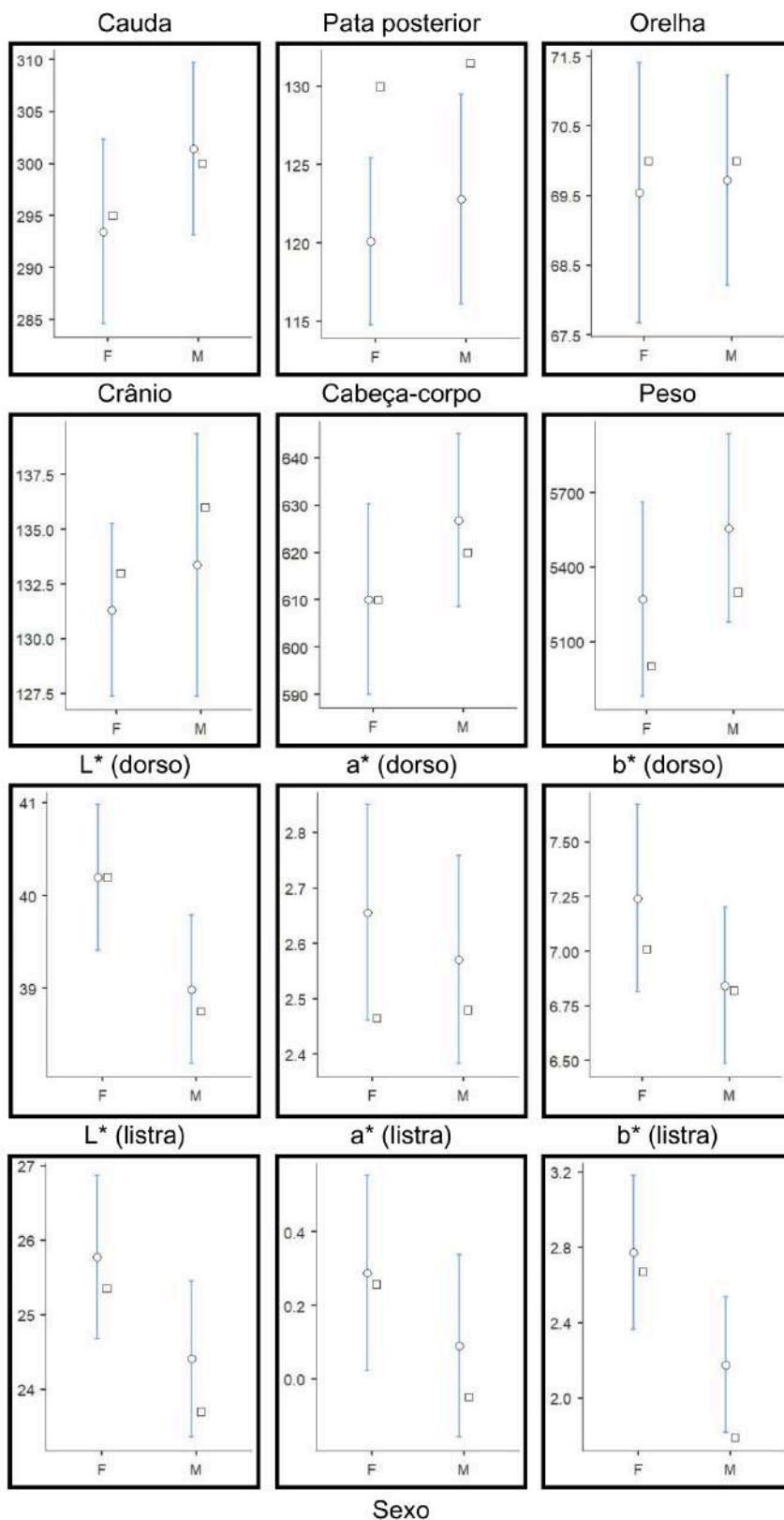


Figura 20: Resultado teste de Mann-Whitney entre as variáveis morfológicas de *Cerdocyon thous* e o sexo (F = Fêmeas; M = Machos). Os círculos representam a média (95% Intervalo de confiança), e os quadrados a mediana.

### 3.3. Tempo de coleta

Analisei também o efeito do tempo de coleta na coloração das peles. Nas três espécies foram observadas relações entre o ano de coleta e os eixos de cor, principalmente o eixo  $a^*$  (verde-vermelho) (Figura 21). Em *Gracilinanus agilis* todas as variáveis de coloração foram afetadas pelo ano de coleta:  $L^*$  ( $z = 2,21$ ,  $p$ -valor =  $0,03$ ),  $a^*$  ( $z = -10,7$ ,  $p$ -valor  $< 0,001$ ) e  $b^*$  ( $z = -5,98$ ,  $p$ -valor  $< 0,001$ ). Para *Sylvilagus minensis* apenas  $a^*$  ( $z = -6,4$ ,  $p$ -valor  $< 0,001$ ) teve resultado estatisticamente significativo. Enquanto *Cerdocyon thous* apresentou  $L^*$  dorso e listra ( $z = 3,24$ ,  $p$ -valor =  $0,001$ ;  $z = 2,97$ ,  $p$ -valor =  $0,003$ ) e  $a^*$  do dorso ( $z = -3,95$ ,  $p$ -valor =  $< ,001$ ) relacionados com o ano de coleta.

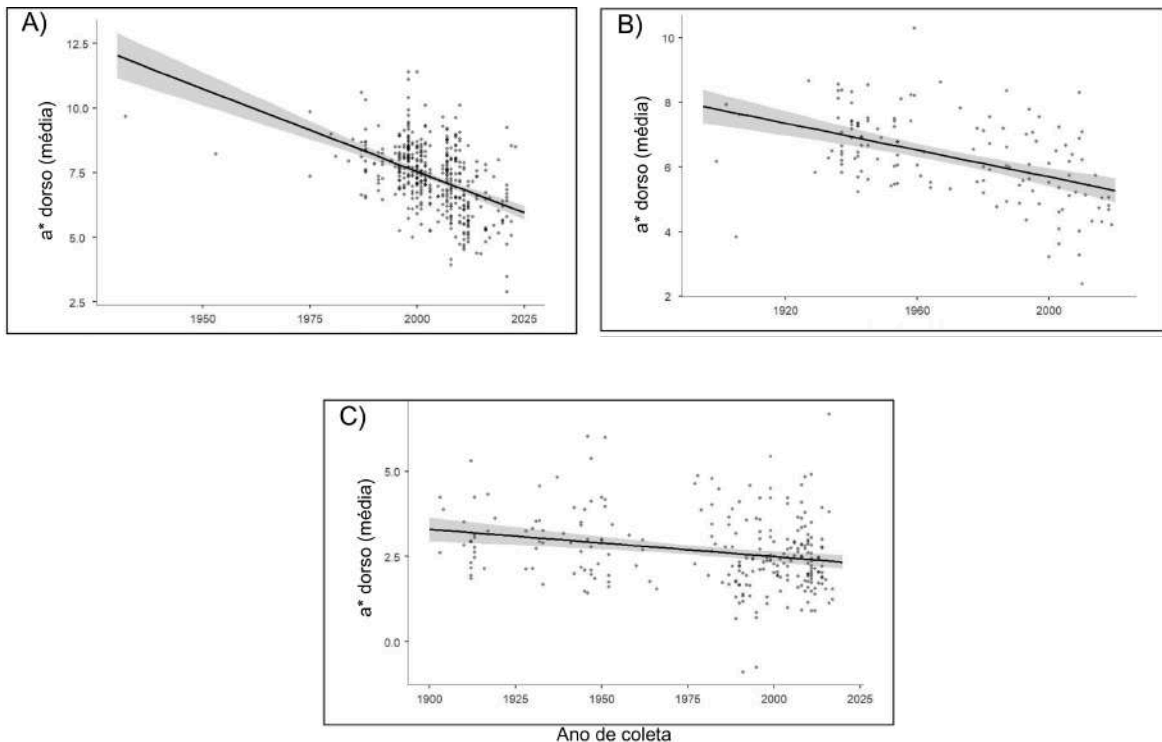


Figura 21: Gráfico de resposta entre o eixo de cor  $a^*$  e o ano de coleta nas três espécies: A) *G. agilis*, B) *S. minensis* e A) *C. thous*

Ou seja, os espécimes mais antigos de *G. agilis* apresentaram coloração mais escura, avermelhada e amarelada que os espécimes mais recentes (Figura 22). Em *S. minensis* os espécimes mais antigos foram apenas mais avermelhados que os mais recentes (Figura 23). Enquanto em *C. thous* os espécimes mais antigos são

mais escuros, tanto no dorso quanto na listra, e com a listra mais avermelhada que os mais recentes (Figura 24).



Figura 22: A) Espécime de *G. agilis* (MNRJ 24704) coletado em 1953, com luminância de 35,22, enquanto em B) o espécime de *G. agilis* (UFPB 11965) coletado em 2021, com luminância de 40,48.



Figura 23: A) Espécime de *S. minensis* (MZUSP 797) coletado em 1902, com maior valor (6,99) no eixo a\* (mais avermelhado) e em B) o espécime *S. minensis* (CM 4909) coletado em 2019, com menor valor (3,67) no eixo a\* (mais acinzentado).

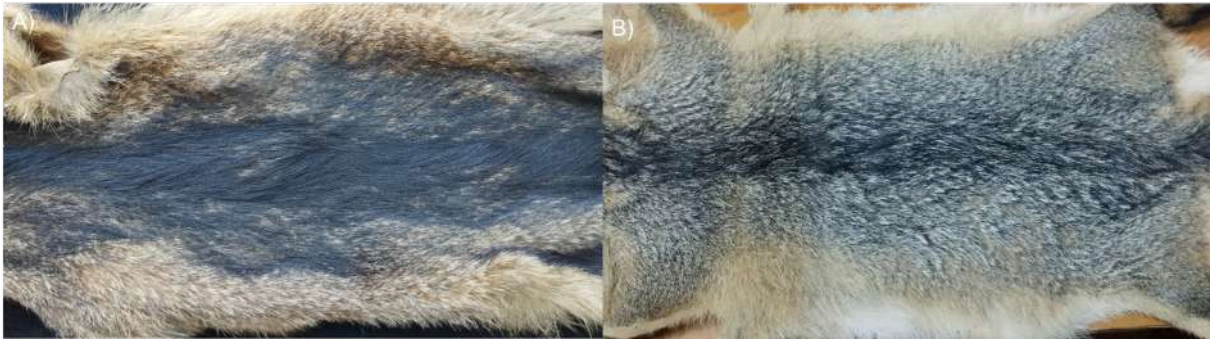


Figura 24: A) Espécime de *C. thous* (MZUSP 1164) coletado em 1903, com  $L^*$  28,31 e em B) o espécime MBML 3884 coletado em 2017, com maior valor de  $L^*$  (43,59).

### 3.4. Regra de Allen

Para verificação da regra, foram feitos modelos lineares generalizados entre a temperatura de bulbo úmido (variável ambiental) e tamanho dos apêndices (comprimento da cauda, comprimento da pata posterior e comprimento da orelha). Além do teste da regra, outros fatores ambientais também foram testados (Tabela 1). Assim, a variável ambiental apresentou relação linear apenas com o comprimento da pata posterior, tanto em *C. thous* quanto nas fêmeas de *G. agilis*. Em *C. thous* a relação foi o inverso do previsto na regra, ou seja, menor o comprimento em maiores temperaturas ( $R^2 = 0,02$ ;  $z = -2,26$ ;  $p = 0,024$ ). Nas fêmeas de *G. agilis* a relação foi conforme descrita na regra ( $R^2 = 0,02$ ;  $z = 2,24$ ;  $p = 0,025$ ), porém em ambos os táxons, a temperatura de bulbo úmido explica apenas 2% da variância do comprimento da pata posterior. Em *G. agilis*, das seis relações testadas, apenas uma foi significativa (Figura 25), em *S. minensis* nenhum dos testes foi significativo (Figura 26) e em *C. thous* apenas uma variável morfológica variou em função da temperatura de bulbo úmido (Figura 27).

Em *G. agilis* todas as relações com a temperatura média anual foram positivas, ou seja, quanto maior a temperatura média anual, maior o tamanho dos apêndices. Nas fêmeas o comprimento da cauda ( $z = 2,76$ ;  $p$ -valor = 0,01) e comprimento da pata posterior ( $z = 2,59$ ;  $p$ -valor = 0,01) variaram em função da temperatura média anual, enquanto nos machos foram os fatores comprimento da orelha ( $z = 2,83$ ;  $p$ -valor = 0,01) e comprimento da pata posterior ( $z = 2,01$ ;  $p$ -valor =

0,05). A variação do comprimento da cauda nas fêmeas ( $z = 2,00$ ;  $p$ -valor = 0,05) e machos ( $z = 2,11$ ;  $p$ -valor = 0,04) de *S. minensis* em função da temperatura média anual também foram positivas. Nenhuma relação com a temperatura média anual foi observada com os tamanhos dos apêndices em *C. thous*.

A evapotranspiração potencial teve relação, em *G. agilis* com comprimento da orelha de machos ( $z = 2,02$ ;  $p$ -valor = 0,04) e comprimento da pata posterior das fêmeas ( $z = -2,87$ ;  $p$ -valor = 0,00). Em *S. minensis* apenas com o comprimento da orelha ( $z = -2,34$ ;  $p$ -valor = 0,02). Nenhuma relação com a evapotranspiração potencial foi observada com os tamanhos dos apêndices em *C. thous*.

Latitude e comprimento da pata posterior das fêmeas ( $z = 3,56$ ;  $p$ -valor < 0,001) foi a única relação linear observada em *G. agilis*. Em *S. minensis* a relação foi direta, quanto maior a latitude maior o comprimento da cauda das fêmeas ( $z = 2,17$ ;  $p$ -valor = 0,03), os valores de  $a^*$  ( $z = 1,97$ ;  $p$ -valor = 0,05) e  $b^*$  ( $z = 2,68$ ;  $p$ -valor = 0,01). Nenhuma relação com a latitude foi observada com os tamanhos dos apêndices em *C. thous*. Comprimento da cauda em fêmeas ( $z = 2,21$ ;  $p$ -valor = 0,03) e comprimento da orelha de machos ( $z = 3,14$ ;  $p$ -valor = 0,00) variaram em função da elevação em *G. agilis*. Enquanto nenhum tamanho dos apêndices, tanto em *S. minensis*, quanto em *C. thous* apresentou essa variação pela elevação.

A umidade relativa não teve nenhum resultado significativo com os apêndices em nenhuma das três espécies. Também não houve resultados significativos da precipitação com os tamanhos dos apêndices em *G. agilis* e *S. minensis*. Já em *C. thous* comprimento da orelha ( $z = -2,37$ ;  $p$ -valor = 0,02) variou inversamente com a precipitação, ou seja, quanto maior os valores de precipitação, menor o comprimento da orelha. O comprimento da cauda em machos ( $z = -2,86$ ;  $p$ -valor = 0,00) apresentou relação inversa com a radiação em *G. agilis* e direta com comprimento da pata posterior ( $z = 2,06$ ;  $p$ -valor = 0,04) em *C. thous*. Nenhuma relação com a radiação foi observada com os tamanhos dos apêndices em *S. minensis*.

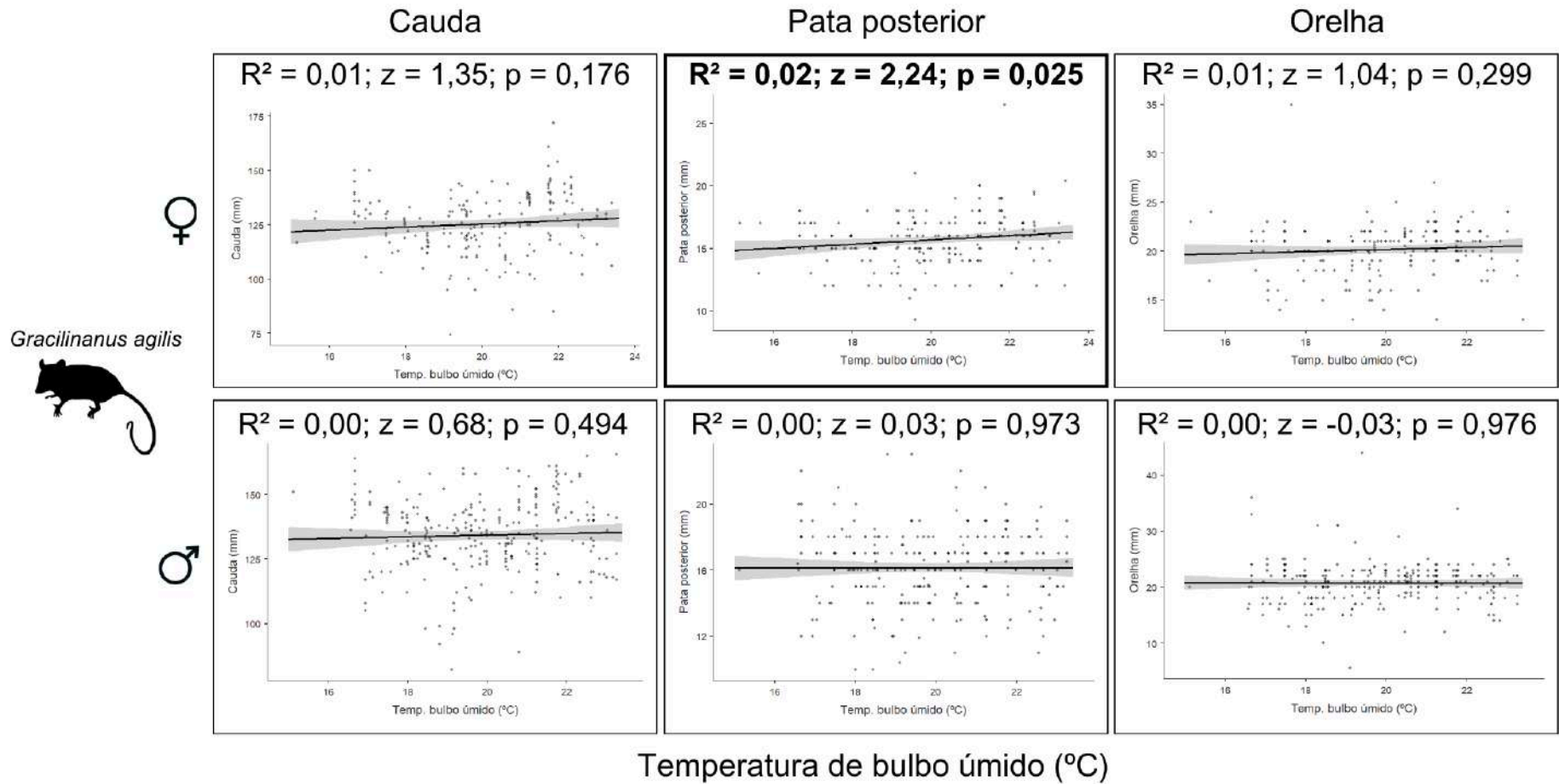


Figura 25: Resultados dos modelos lineares generalizados entre o tamanho dos apêndices (cauda, pata posterior e orelha) em fêmeas (♀) e machos (♂) de *Gracilinanus agilis* com a temperatura de bulbo úmido (°C). Em destaque o resultado que foi significativo.

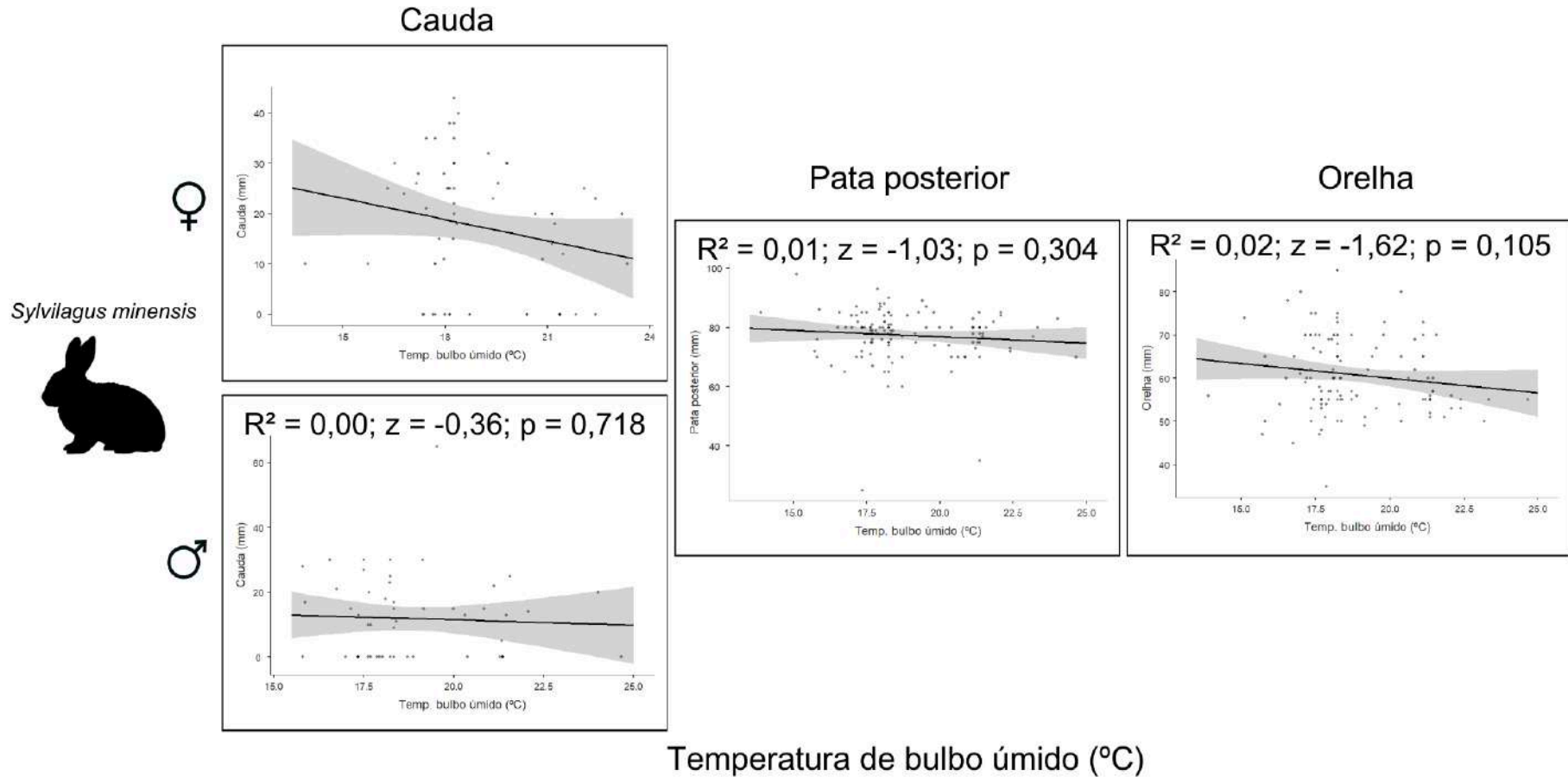


Figura 26: Resultados dos modelos lineares generalizados entre o tamanho dos apêndices cauda, fêmeas (♀) e machos (♂), pata posterior e orelha (ambos os sexos) de *Sylvilagus minensis* com a temperatura de bulbo úmido (°C).

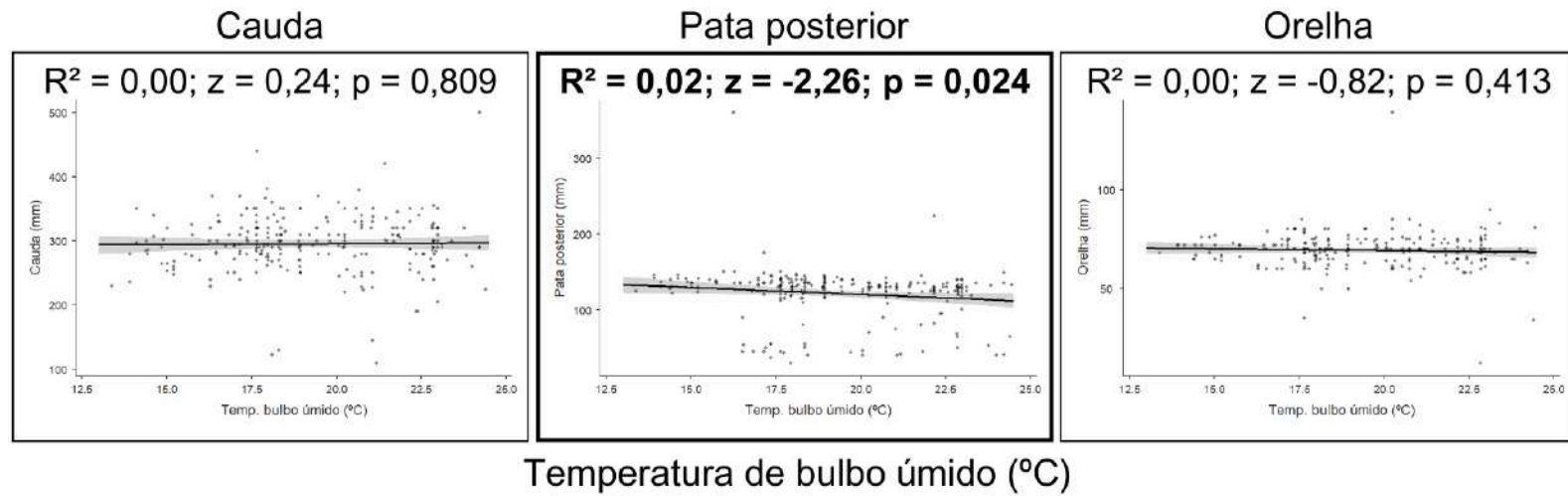
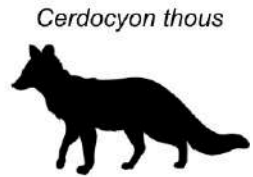


Figura 27: Resultados dos modelos lineares generalizados entre o tamanho dos apêndices (cauda, pata posterior e orelha) em ambos os sexos de *Cerdocyon thous* com a temperatura de bulbo úmido (°C). Em destaque o resultado que foi significativo..

Espécie	Variável morfológica	Sexo	Temp. bulbo úmido (°C)	Temp*UR	Temperatura (°C)	PET (kg/m²)	Latitude (GD)	Elevação (m)	Umidade relativa (%)	Precipitação (mm)	Radiação (kJ/m²)
<i>Gracilinanus agilis</i>	Comprimento da cauda	Fêmeas	z = 1,35; p = 0,176	z = 1,06; p = 0,289	z = 2,76; p = 0,006	z = -0,87; p = 0,383	z = 1,50; p = 0,135	z = 2,21; p = 0,027	z = 1,64; p = 0,100	z = -0,98; p = 0,328	z = -0,56; p = 0,573
		Machos	z = 0,68; p = 0,494	z = 1,01; p = 0,315	z = 1,47; p = 0,142	z = 0,28; p = 0,782	z = -0,42; p = 0,674	z = 1,35; p = 0,178	z = 1,01; p = 0,314	z = -0,45; p = 0,655	z = -2,86; p = 0,004
	Comprimento da pata posterior	Fêmeas	z = 2,24; p = 0,025	z = 1,99; p = 0,046	z = 2,59; p = 0,009	z = -2,87; p = 0,004	z = 3,56; p < 0,001	z = 1,24; p = 0,215	z = 1,78; p = 0,075	z = -1,13; p = 0,257	z = 1,70; p = 0,089
		Machos	z = 0,03; p = 0,973	z = 0,42; p = 0,674	z = 2,01; p = 0,045	z = 0,27; p = 0,784	z = 0,92; p = 0,358	z = 1,88; p = 0,060	z = 1,33; p = 0,185	z = 0,12; p = 0,906	z = -1,47; p = 0,142
	Comprimento da orelha	Fêmeas	z = 1,04; p = 0,299	z = 0,39; p = 0,693	z = 0,98; p = 0,327	z = -1,65; p = 0,099	z = 1,35; p = 0,179	z = 0,39; p = 0,699	z = 0,14; p = 0,890	z = -0,71; p = 0,477	z = 1,18; p = 0,239
		Machos	z = -0,03; p = 0,976	z = -0,68; p = 0,495	z = 2,83; p = 0,005	z = 2,02; p = 0,043	z = 1,09; p = 0,277	z = 3,14; p = 0,002	z = 1,20; p = 0,229	z = 0,16; p = 0,870	z = -0,10; p = 0,924
<i>Sylvilagus minensis</i>	Comprimento da cauda	Fêmeas	z = -1,71; p = 0,087	z = -2,35; p = 0,019	z = 2,00; p = 0,046	z = 0,64; p = 0,525	z = 2,17; p = 0,030	z = 1,74; p = 0,082	z = 0,59; p = 0,558	z = 0,17; p = 0,864	z = -0,72; p = 0,474
		Machos	z = -0,36; p = 0,718	z = -0,85; p = 0,395	z = 2,11; p = 0,035	z = 0,44; p = 0,661	z = 1,85; p = 0,065	z = 1,75; p = 0,081	z = 0,42; p = 0,674	z = 0,28; p = 0,779	z = -0,77; p = 0,444
	Comprimento da pata posterior	Ambos	z = -1,03; p = 0,304	z = -1,05; p = 0,295	z = 0,31; p = 0,756	z = 0,72; p = 0,470	z = 0,17; p = 0,868	z = 0,71; p = 0,479	z = 0,34; p = 0,738	z = 1,48; p = 0,140	z = -0,41; p = 0,680
	Comprimento da orelha	Ambos	z = -1,62; p = 0,105	z = -2,30; p = 0,021	z = -0,06; p = 0,951	z = -2,34; p = 0,019	z = 1,52; p = 0,129	z = -0,78; p = 0,437	z = -1,84; p = 0,066	z = -1,91; p = 0,056	z = 1,02; p = 0,308
<i>Cerdocyon thous</i>	Comprimento da cauda	Ambos	z = 0,24; p = 0,809	z = -0,07; p = 0,947	z = 1,37; p = 0,170	z = -0,55; p = 0,580	z = 0,45; p = 0,650	z = 1,10; p = 0,272	z = 0,09; p = 0,931	z = -0,61; p = 0,540	z = -0,84; p = 0,403
	Comprimento da pata posterior	Ambos	z = -2,26; p = 0,024	z = -2,13; p = 0,033	z = -1,13; p = 0,260	z = -1,41; p = 0,160	z = 0,59; p = 0,553	z = -0,91; p = 0,365	z = -0,52; p = 0,606	z = 0,06; p = 0,951	z = 2,06; p = 0,039
	Comprimento da orelha	Ambos	z = -0,82; p = 0,413	z = -0,98; p = 0,329	z = -0,34; p = 0,734	z = 0,75; p = 0,456	z = -0,32; p = 0,752	z = -0,30; p = 0,766	z = -0,61; p = 0,545	z = -2,37; p = 0,018	z = -0,78; p = 0,433

Tabela 1: Valores de z e p das duas análises lineares generalizadas entre os tamanhos dos apêndices e as variáveis ambientais. Uma entre os tamanhos dos apêndices e a temperatura de bulbo úmido e a outra entre os tamanhos dos apêndices e as demais variáveis ambientais e geográficas (temperatura, evapotranspiração potencial (PET), latitude, elevação, umidade relativa, precipitação e radiação). Em destaque apenas os valores com  $p < 0,05$ , em roxo os valores positivos e em laranja os negativos.

### 3.5. Regra de Bergmann

Para verificação da regra, foram feitos modelos lineares generalizados entre a temperatura de bulbo úmido (variável ambiental) e tamanho corporal (comprimento total do crânio, comprimento cabeça-corpo e peso). Além do teste da regra, outros fatores ambientais também foram testados (Tabela 2). Foi observada variação do comprimento cabeça-corpo em fêmeas ( $R^2 = 0,02$ ;  $z = 1,99$ ;  $p = 0,047$ ) e machos ( $R^2 = 0,02$ ;  $z = 2,42$ ;  $p = 0,016$ ) de *G. agilis* e também em *C. thous* ( $R^2 = 0,05$ ;  $z = -3,41$ ;  $p < 0,001$ ) pela temperatura de bulbo úmido. Em *C. thous* ainda foi observada variação no peso ( $R^2 = 0,03$ ;  $z = -2,30$ ;  $p = 0,022$ ). Dentre as treze relações analisadas entre as variáveis de tamanho corporal (comprimento total do crânio, comprimento cabeça-corpo e peso) e a variável ambiental de temperatura de bulbo úmido, apenas duas relações significativas foram observadas em *G. agilis* (Figura 28), nenhuma em *S. minensis* (Figura 29) e duas, das três, em *C. thous* (Figura 30). Em *G. agilis* as relações observadas foram positivas, ou seja, quanto maior a temperatura de bulbo úmido, maior o tamanho das variáveis corporais. Já em *C. thous* as relações foram negativas, quanto maior a temperatura de bulbo úmido, menor o tamanho das variáveis corporais.

As fêmeas de *G. agilis* apresentaram relação positiva entre a temperatura média anual com o comprimento cabeça-corpo ( $z = 2,90$ ;  $p$ -valor = 0,00) e comprimento total do crânio ( $z = 3,00$ ;  $p$ -valor = 0,00). Nenhuma relação foi observada em *S. minensis* e *C. thous*. A evapotranspiração potencial teve relação negativa com comprimento cabeça-corpo das fêmeas de *G. agilis* ( $z = -2,09$ ;  $p$ -valor = 0,04) e positiva com o peso de *C. thous* ( $z = 2,95$ ;  $p$ -valor = 0,00). Nenhuma relação foi observada em *S. minensis*.

O comprimento cabeça-corpo ( $z = 2,86$ ;  $p$ -valor = 0,00) e também o peso das fêmeas ( $z = 3,73$ ;  $p$ -valor < 0,001) de *G. agilis* foram relacionadas com a latitude, ou seja, o tamanho corporal foi maior em maiores latitudes. Nenhuma relação foi observada em *S. minensis* e *C. thous*. Apenas comprimento total do crânio das fêmeas de *G. agilis* ( $z = 3,06$ ;  $p$ -valor = 0,00) e comprimento cabeça-corpo de machos de *S. minensis* ( $z = 2,24$ ;  $p$ -valor = 0,03) e  $a^*$  ( $z = 3,63$ ;  $p$ -valor < 0,001)

apresentaram relação com a elevação, ambas positivas, com aumento do tamanho corporal com o aumento da altitude. Nenhuma relação foi observada em *C. thous*.

Tanto em *G. agilis* como em *S. minensis* as relações com a umidade relativa foram positivas: comprimento cabeça-corpo nas fêmeas ( $z = 2,23$ ;  $p\text{-valor} = 0,03$ ) e machos ( $z = 2,25$ ;  $p\text{-valor} = 0,02$ ) e comprimento total do crânio das fêmeas ( $z = 2,64$ ;  $p\text{-valor} = 0,01$ ) em *G. agilis*; comprimento cabeça-corpo nos machos ( $z = 2,97$ ;  $p\text{-valor} = 0,00$ ) em *S. minensis*. Relação inversa (negativa) do comprimento total do crânio ( $z = -2,23$ ;  $p\text{-valor} = 0,03$ ) em *C. thous*. Nenhuma relação com a precipitação foi observada em *G. agilis* e *S. minensis*. Já em *C. thous* o comprimento total do crânio ( $z = 3,13$ ;  $p\text{-valor} = 0,00$ ) teve relação significativa positiva. Apenas o comprimento total do crânio em fêmeas de *G. agilis* ( $z = -2,48$ ;  $p\text{-valor} = 0,01$ ) apresentou relação com a radiação solar. Nenhuma relação foi observada em *S. minensis* ou *C. thous*.

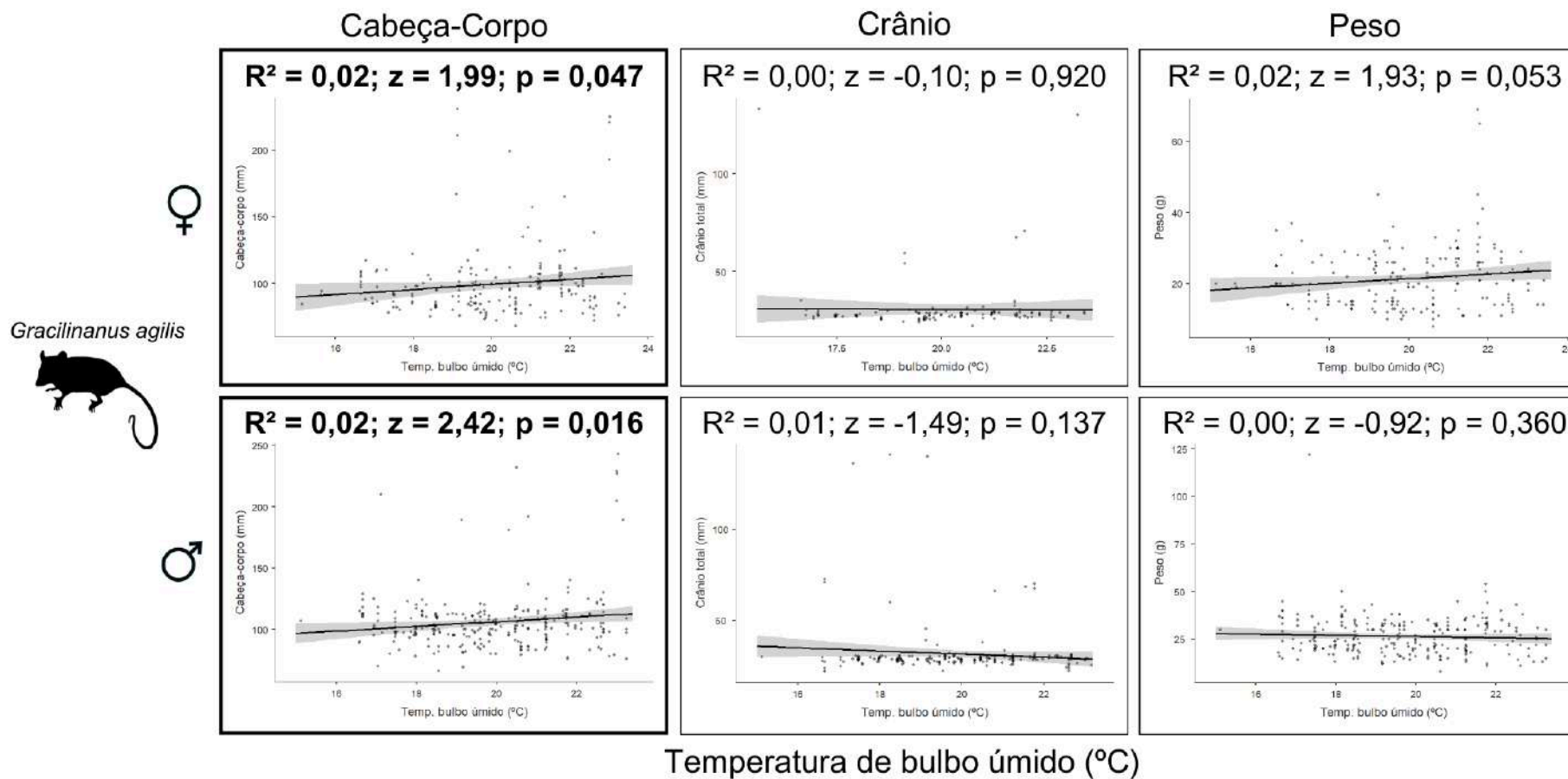


Figura 28: Resultados dos modelos lineares generalizados entre o tamanho corporal (comprimento cabeça-corpo, tamanho total do crânio e peso) em fêmeas (♀) e machos (♂) de *Gracilinanus agilis* com a temperatura de bulbo úmido (°C). Em destaque os resultados significativos.

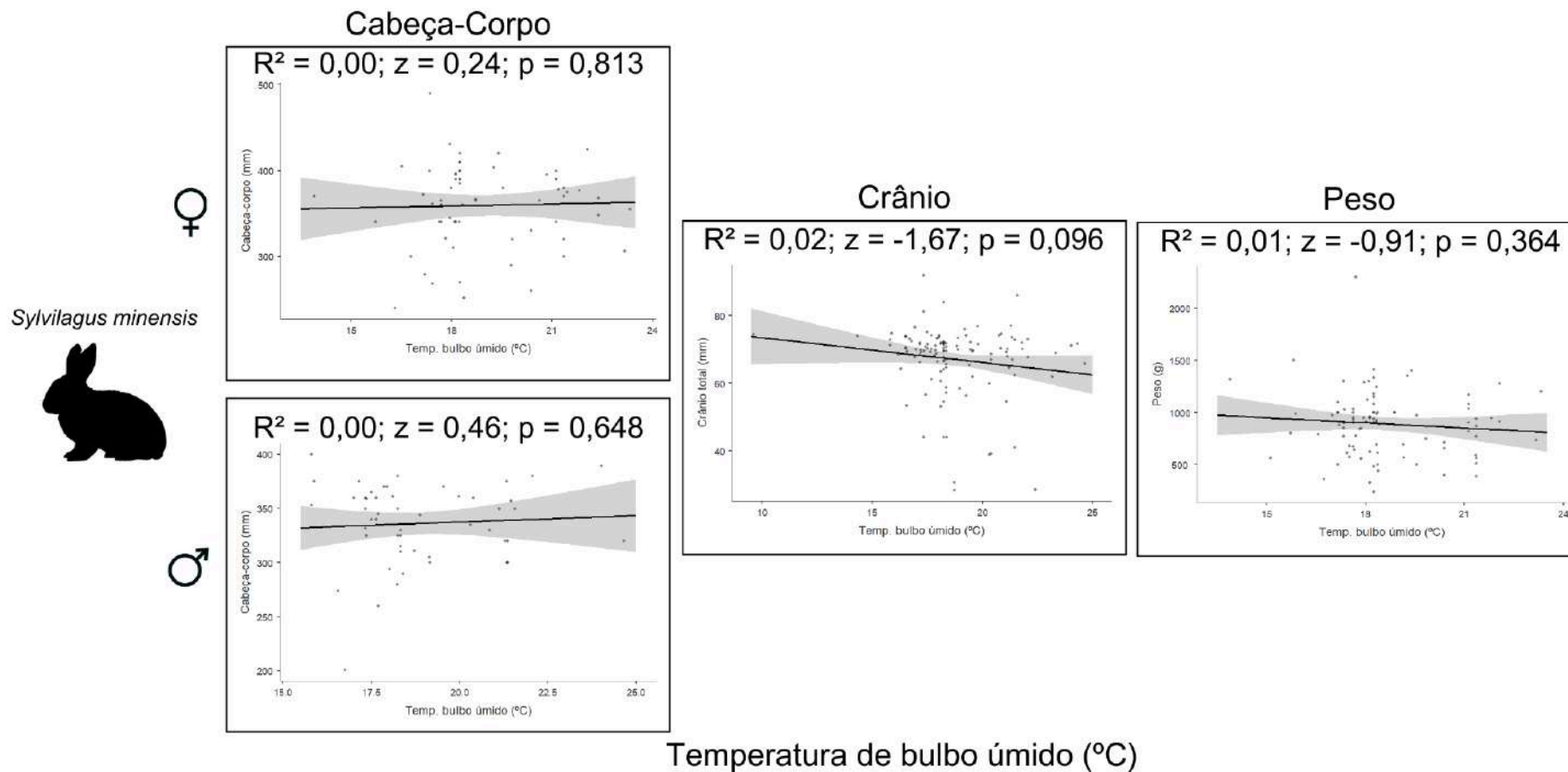
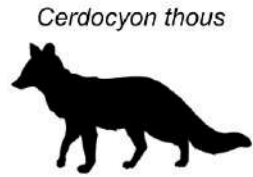


Figura 29: Resultados dos modelos lineares generalizados entre comprimento cabeça-corpo, fêmeas (♀) e machos (♂), tamanho total do crânio e peso (ambos os sexos) de *Sylvilagus minensis* com a temperatura de bulbo úmido (°C).



*Cerdocyon thous*

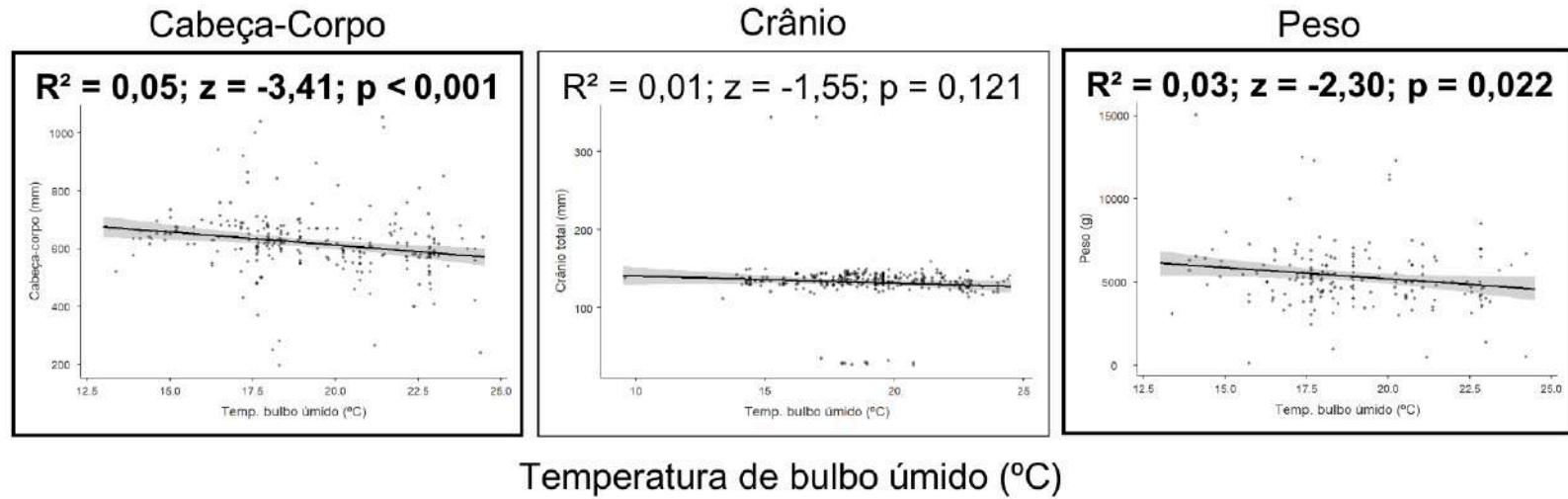


Figura 30: Resultados dos modelos lineares generalizados entre o tamanho corporal (comprimento cabeça-corpo, tamanho total do crânio e peso) em ambos os sexos de *Cerdocyon thous* com a temperatura de bulbo úmido (°C). Em destaque os resultados que foram significativos

Espécie	Variável morfológica	Sexo	Temp. bulbo úmido (°C)	Temp*UR	Temperatura (°C)	PET (kg/m²)	Latitude (GD)	Elevação (m)	Umidade relativa (%)	Precipitação (mm)	Radiação (kJ/m²)
<i>Gracilinanus agilis</i>	Comprimento total do crânio	Fêmeas	z = -0,10; p = 0,920	z = 0,30; p = 0,762	z = 3,00; p = 0,003	z = 0,00; p = 0,996	z = -1,04; p = 0,300	z = 3,06; p = 0,002	z = 2,64; p = 0,008	z = -0,82; p = 0,412	z = -2,48; p = 0,013
		Machos	z = -1,49; p = 0,137	z = -1,61; p = 0,108	z = 1,71; p = 0,086	z = 0,09; p = 0,928	z = 1,51; p = 0,132	z = 1,86; p = 0,063	z = 0,59; p = 0,554	z = 0,06; p = 0,955	z = -0,11; p = 0,916
	Comprimento cabeça-corpo	Fêmeas	z = 1,99; p = 0,047	z = 2,02; p = 0,044	z = 2,90; p = 0,004	z = -2,09; p = 0,037	z = 2,86; p = 0,004	z = 1,84; p = 0,067	z = 2,23; p = 0,026	z = -0,25; p = 0,801	z = 1,47; p = 0,141
		Machos	z = 2,42; p = 0,016	z = 3,29; p < 0,001	z = 1,72; p = 0,085	z = -1,19; p = 0,236	z = -0,20; p = 0,844	z = 1,03; p = 0,301	z = 2,25; p = 0,024	z = -0,45; p = 0,656	z = -1,84; p = 0,066
	Peso	Fêmeas	z = 1,93; p = 0,053	z = 1,45; p = 0,146	z = 1,85; p = 0,064	z = -0,95; p = 0,344	z = 3,73; p < 0,001	z = 0,80; p = 0,425	z = 0,70; p = 0,486	z = 0,35; p = 0,725	z = 1,76; p = 0,079
		Machos	z = -0,92; p = 0,360	z = -0,53; p = 0,597	z = 1,59; p = 0,113	z = -0,41; p = 0,682	z = 0,59; p = 0,558	z = 1,68; p = 0,094	z = 0,98; p = 0,326	z = -0,59; p = 0,555	z = -1,91; p = 0,056
<i>Sylvilagus minensis</i>	Comprimento total do crânio	Ambos	z = -1,67; p = 0,096	z = -1,29; p = 0,198	z = 0,40; p = 0,688	z = -0,95; p = 0,341	z = 1,45; p = 0,148	z = 0,11; p = 0,912	z = 0,02; p = 0,985	z = -0,19; p = 0,850	z = -0,65; p = 0,516
	Comprimento cabeça-corpo	Fêmeas	z = 0,24; p = 0,813	z = -0,37; p = 0,710	z = 1,15; p = 0,251	z = 1,67; p = 0,096	z = 0,26; p = 0,793	z = 1,12; p = 0,263	z = 0,02; p = 0,983	z = 0,35; p = 0,725	z = -1,08; p = 0,278
		Machos	z = 0,46; p = 0,648	z = 0,83; p = 0,406	z = 1,88; p = 0,060	z = 1,21; p = 0,227	z = 1,24; p = 0,214	z = 2,24; p = 0,025	z = 2,97; p = 0,003	z = 1,83; p = 0,067	z = 0,94; p = 0,349
	Peso	Ambos	z = -0,91; p = 0,364	z = -1,15; p = 0,251	z = -0,82; p = 0,410	z = 0,49; p = 0,623	z = -1,22; p = 0,223	z = -0,38; p = 0,701	z = -0,91; p = 0,364	z = 1,00; p = 0,317	z = -1,28; p = 0,200
<i>Cerdocyon thous</i>	Comprimento total do crânio	Ambos	z = -1,55; p = 0,121	z = -2,04; p = 0,042	z = -1,26; p = 0,208	z = 0,55; p = 0,580	z = 0,58; p = 0,565	z = -0,61; p = 0,545	z = -2,23; p = 0,026	z = 3,13; p = 0,002	z = 1,71; p = 0,086
	Comprimento cabeça-corpo	Ambos	z = -3,41; p < 0,001	z = -3,87; p < 0,001	z = 0,33; p = 0,743	z = -0,50; p = 0,615	z = 1,32; p = 0,187	z = 0,07; p = 0,945	z = -1,53; p = 0,125	z = -1,24; p = 0,216	z = -0,38; p = 0,706
	Peso	Ambos	z = -2,30; p = 0,022	z = -2,17; p = 0,030	z = 1,21; p = 0,228	z = 2,95; p = 0,003	z = 1,02; p = 0,309	z = 1,49; p = 0,137	z = 0,58; p = 0,559	z = 2,17; p = 0,030	z = -1,95; p = 0,051

Tabela 2: Valores de z e p dos dois modelos lineares generalizados testados. Um entre o tamanho corporal (comprimento cabeça-corpo, tamanho total do crânio e peso) e a temperatura de bulbo úmido e o outro entre o tamanho corporal e as demais variáveis ambientais e geográficas (temperatura, evapotranspiração potencial (PET), latitude, elevação, umidade relativa, precipitação e radiação). Em destaque apenas os valores com  $p < 0,05$ , em roxo os valores positivos e em laranja os negativos.

### 3.6. Regra de Gloger

Para verificação da regra, foi feito modelo linear generalizado entre a variável ambiental (interação da temperatura média anual e a umidade relativa) com a claridade da coloração tamanho dos apêndices (ou luminância:  $L^*$ ). Além do teste da regra, outros fatores ambientais também foram testados (Tabela 3). Apenas *C. thous* apresentou relação entre a interação da temperatura e umidade relativa com a luminância da coloração (figura 31), tanto no dorso quanto na listra. Porém a medida do dorso possui dimorfismo sexual, assim fêmeas ( $R^2 = 0,04$ ;  $z = 2,06$ ;  $p = 0,040$ ) e machos ( $R^2 = 0,24$ ;  $z = 6,36$ ;  $p < 0,001$ ) foram analisados separadamente. Já sobre as medidas da listra, foram analisados todos os espécimes em conjunto ( $R^2 = 0,24$ ;  $z = 8,76$ ;  $p < 0,001$ ). Tanto em *G. agilis* (figura 32) quanto *S. minensis* (figura 33) a coloração não variou em função da interação temperatura e umidade relativa.

A luminância da cor em *G. agilis* ( $z = 2,71$ ;  $p$ -valor = 0,01) e eixo  $a^*$  ( $z = 4,45$ ;  $p$ -valor < 0,001) em *S. minensis* apresentaram relações positivas com a temperatura média anual. Relações negativas foram observada apenas em *C. thous*, com  $L^*$  (dorso) das fêmeas ( $z = -2,71$ ;  $p$ -valor = 0,01) e  $b^*$  (listra) em machos ( $z = -1,98$ ;  $p$ -valor = 0,05).

Em *G. agilis* a evapotranspiração potencial teve relação com todas as variáveis de cor:  $L^*$  ( $z = 6,20$ ;  $p$ -valor < 0,001),  $a^*$  ( $z = 2,70$ ;  $p$ -valor = 0,01) e  $b^*$  ( $z = 4,70$ ;  $p$ -valor < 0,001). Em *S. minensis*  $a^*$  ( $z = 2,00$ ;  $p$ -valor = 0,05) e  $b^*$  ( $z = -2,07$ ;  $p$ -valor = 0,04) tiveram relação linear com a evapotranspiração potencial. Nenhuma relação foi observada em *C. thous*.

Com a latitude, a relação com a luminância em *G. agilis* (sem dimorfismo sexual) foi significativa ( $z = -3,64$ ;  $p$ -valor < 0,001). Enquanto em *S. minensis* foi observada relação apenas em  $a^*$  ( $z = 1,97$ ;  $p$ -valor = 0,05) e  $b^*$  ( $z = 2,68$ ;  $p$ -valor = 0,01). Em *C. thous* apenas a luminância teve relação com a latitude, tanto do dorso quanto da listra:  $L^*$  (dorso) nas fêmeas ( $z = -2,32$ ;  $p$ -valor = 0,02) e machos ( $z = -2,10$ ;  $p$ -valor = 0,04);  $L^*$  da listra ( $z = -2,33$ ;  $p$ -valor = 0,02). A elevação teve relação significativa em todos os táxons. *G. agilis*:  $L^*$  ( $z = 3,34$ ;  $p$ -valor < 0,001), *S. minensis*  $a^*$  ( $z = 3,63$ ;  $p$ -valor < 0,001) e *C. thous*:  $L^*$  do dorso em fêmeas ( $z = -2,35$ ;  $p$ -valor = 0,02) e  $b^*$  da listra em machos ( $z = -2,25$ ;  $p$ -valor = 0,03).

Em relação à umidade relativa, nenhum fator de coloração de *G. agilis* foi estatisticamente significativo, enquanto em *S. minensis* houve relação significativa com  $a^*$  e  $b^*$  ( $z = 2,25$ ;  $p$ -valor = 0,03;  $z = 3,13$ ;  $p$ -valor = 0,00) e em *C. thous*, observou-se relação negativa na luminância da cor das fêmeas ( $z = -2,41$ ;  $p$ -valor = 0,02). Já em relação com a precipitação, *G. agilis* apresentou variação em todos os eixos de cor:  $L^*$  ( $z = -2,23$ ;  $p$ -valor = 0,03),  $a^*$  ( $z = 4,85$ ;  $p$ -valor < 0,001) e  $b^*$  ( $z = 3,03$ ;  $p$ -valor = 0,00). Em *S. minensis* os eixos  $L^*$  ( $z = -2,79$ ;  $p$ -valor = 0,01) e  $b^*$  ( $z = -2,76$ ;  $p$ -valor = 0,01) variaram em relação à precipitação. Enquanto nenhuma relação da precipitação com coloração foi observada em *C. thous*. A radiação solar não teve nenhuma relação significativa em *G. agilis*. Mas foi observada variação significativa com os eixos de cor  $a^*$  ( $z = -1,97$ ;  $p$ -valor = 0,05) e  $b^*$  ( $z = 2,61$ ;  $p$ -valor = 0,01) em *S. minensis* e apenas para o eixo de cor  $b^*$  do dorso ( $z = 2,43$ ;  $p$ -valor = 0,02) em *C. thous*.

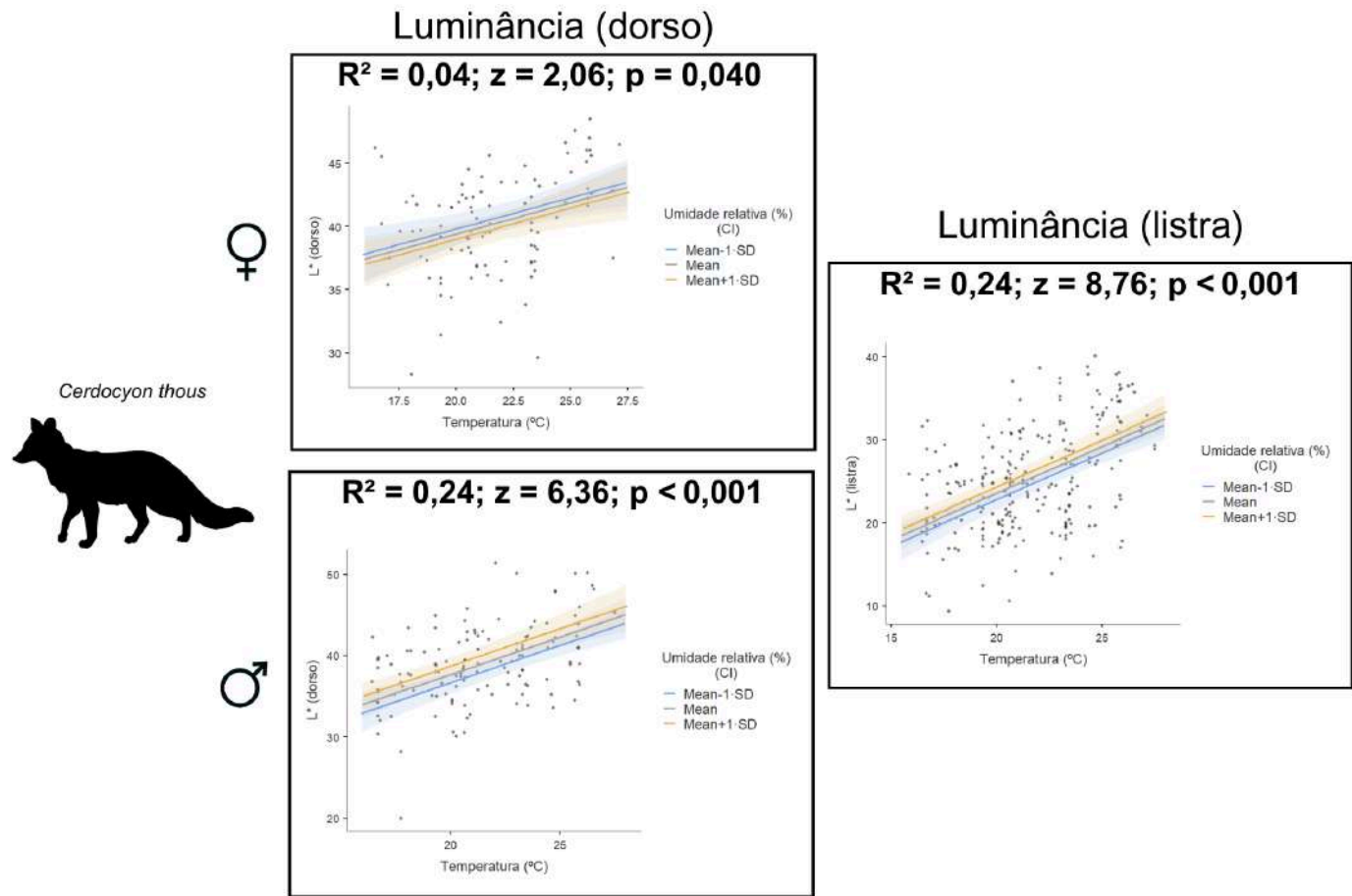


Figura 31: Resultado dos modelos lineares generalizados entre a luminância do dorso, de fêmeas (♀) e machos (♂), e da listra (ambos os sexos) de *Cerdocyon thous* com a interação da temperatura média anual (°C) com a umidade relativa (%). CI: Intervalo de confiança (95%), linha azul: menor umidade relativa (média-1xDesvio padrão), linha cinza: média da umidade relativa; linha amarela: maior umidade relativa (média+1xDesvio padrão). Em destaque os resultados significativos.

## Luminância (dorso)

*Gracilinanus agilis*

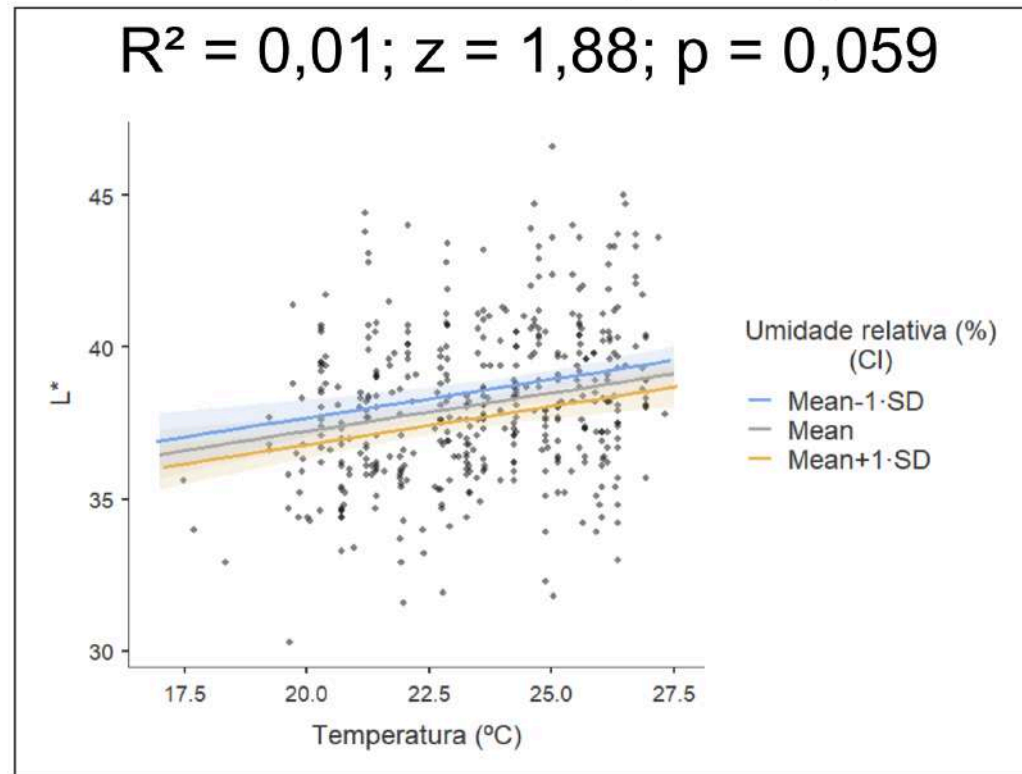


Figura 32: Resultado do modelo linear generalizado entre a luminância do dorso de *Gracilinanus agilis* com a interação da temperatura média anual (°C) com a umidade relativa (%). CI: Intervalo de confiança (95%), linha azul: menor umidade relativa (média-1xDesvio padrão), linha cinza: média da umidade relativa; linha amarela: maior umidade relativa (média+1xDesvio padrão).

# Luminância (dorso)

*Sylvilagus minensis*

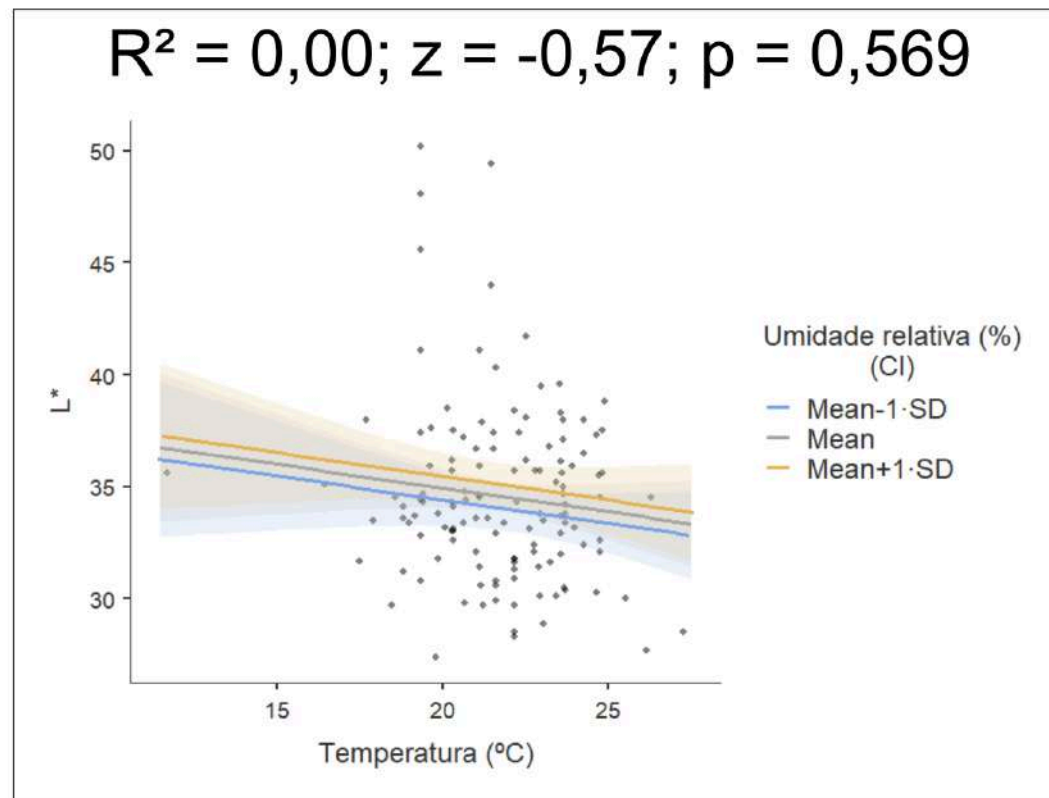


Figura 33: Resultado do modelo linear generalizado entre a luminância do dorso de *Sylvilagus minensis* com a interação da temperatura média anual (°C) com a umidade relativa (%). CI: Intervalo de confiança (95%), linha azul: menor umidade relativa (média-1xDesvio padrão), linha cinza: média da umidade relativa; linha amarela: maior umidade relativa (média+1xDesvio padrão).

Espécie	Variável morfológica	Sexo	Temp. bulbo úmido (°C)	Temp*UR	Temperatura (°C)	PET (kg/m <sup>2</sup> )	Latitude (GD)	Elevação (m)	Umidade relativa (%)	Precipitação (mm)	Radiação (kJ/m <sup>2</sup> )
<i>Gracilinanus agilis</i>	L* (dorso)	Ambos	z = 4,54; p < 0,001	z = 1,88; p = 0,059	z = 2,71; p = 0,007	z = 6,20; p < 0,001	z = -3,64; p < 0,001	z = 3,34; p < 0,001	z = 0,97; p = 0,333	z = -2,23; p = 0,026	z = -1,45; p = 0,148
	a* (dorso)	Ambos	z = -3,10; p = 0,002	z = -2,74; p = 0,006	z = 0,11; p = 0,916	z = 2,70; p = 0,007	z = -1,28; p = 0,200	z = 1,26; p = 0,207	z = -1,56; p = 0,118	z = 4,85; p < 0,001	z = -1,70; p = 0,089
	b* (dorso)	Ambos	z = -3,76; p < 0,001	z = -3,05; p = 0,002	z = -0,31; p = 0,760	z = 4,70; p < 0,001	z = -1,74; p = 0,081	z = 1,39; p = 0,166	z = -0,56; p = 0,575	z = 3,03; p = 0,002	z = -1,38; p = 0,169
<i>Sylvilagus minensis</i>	L* (dorso)	Ambos	z = -1,09; p = 0,277	z = -0,57; p = 0,569	z = -0,41; p = 0,682	z = -0,79; p = 0,431	z = 0,35; p = 0,730	z = -0,09; p = 0,925	z = 0,86; p = 0,389	z = -2,79; p = 0,005	z = 1,28; p = 0,199
	a* (dorso)	Ambos	z = 2,71; p = 0,007	z = 1,90; p = 0,058	z = 4,45; p < 0,001	z = 2,00; p = 0,045	z = 1,97; p = 0,049	z = 3,63; p < 0,001	z = 2,25; p = 0,025	z = -1,14; p = 0,252	z = -1,97; p = 0,049
	b* (dorso)	Ambos	z = -1,28; p = 0,201	z = -0,08; p = 0,937	z = 0,70; p = 0,487	z = -2,07; p = 0,039	z = 2,68; p = 0,007	z = 0,51; p = 0,613	z = 3,13; p = 0,002	z = -2,76; p = 0,006	z = 2,61; p = 0,009
<i>Cerdocyon thous</i>	L* (dorso)	Fêmeas	z = 3,45; p < 0,001	z = 2,95; p = 0,003	z = -2,71; p = 0,007	z = -0,58; p = 0,560	z = -2,32; p = 0,020	z = -2,35; p = 0,019	z = -2,41; p = 0,016	z = -0,32; p = 0,753	z = 1,60; p = 0,109
		Machos	z = 6,25; p < 0,001	z = 6,36; p < 0,001	z = -1,20; p = 0,229	z = -0,17; p = 0,867	z = -2,10; p = 0,036	z = -1,59; p = 0,111	z = 0,14; p = 0,891	z = -1,33; p = 0,183	z = 0,81; p = 0,416
	a* (dorso)	Ambos	z = 3,95; p < 0,001	z = 3,37; p < 0,001	z = -0,08; p = 0,938	z = 0,86; p = 0,390	z = -1,07; p = 0,285	z = 0,17; p = 0,868	z = -0,53; p = 0,594	z = 1,70; p = 0,088	z = 0,69; p = 0,490
	b* (dorso)	Ambos	z = 2,13; p = 0,033	z = 2,46; p = 0,014	z = -1,11; p = 0,269	z = -1,19; p = 0,234	z = 0,07; p = 0,943	z = -1,27; p = 0,205	z = 0,41; p = 0,680	z = -1,02; p = 0,307	z = 2,43; p = 0,015
	L* (listra)	Ambos	z = 8,92; p < 0,001	z = 8,76; p < 0,001	z = -0,87; p = 0,385	z = 1,63; p = 0,103	z = -2,33; p = 0,020	z = -1,00; p = 0,319	z = 0,50; p = 0,618	z = 0,12; p = 0,901	z = 1,46; p = 0,144
	a* (listra)	Ambos	z = 7,10; p < 0,001	z = 6,73; p < 0,001	z = 1,95; p = 0,051	z = 1,91; p = 0,056	z = 0,25; p = 0,807	z = 1,56; p = 0,119	z = 1,86; p = 0,063	z = 1,56; p = 0,120	z = 0,94; p = 0,348
	b* (listra)	Fêmeas	z = 3,18; p = 0,001	z = 3,26; p = 0,001	z = -0,33; p = 0,741	z = -0,68; p = 0,495	z = -0,24; p = 0,812	z = -0,43; p = 0,666	z = 0,25; p = 0,799	z = -1,27; p = 0,204	z = 0,63; p = 0,528
Machos		z = 3,24; p = 0,001	z = 3,81; p < 0,001	z = -1,98; p = 0,047	z = -0,48; p = 0,628	z = -1,25; p = 0,212	z = -2,25; p = 0,025	z = -0,25; p = 0,801	z = -0,35; p = 0,728	z = 1,58; p = 0,115	

Tabela 3: Valores de z e p dos dois modelos lineares generalizados testados. Um entre a luminância da coloração da pelagem (dorso e listra) com a interação da temperatura média anual (°C) com a umidade relativa (%) e o outro entre luminância da coloração e as demais variáveis ambientais e geográficas (temperatura, evapotranspiração potencial (PET), latitude, elevação, umidade relativa, precipitação e radiação). Em destaque apenas os valores com p < 0,05, em roxo os valores positivos e em laranja os negativos.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Categoria etária, dimorfismo sexual e tempo de coleta

Antes de analisar se as variáveis morfológicas se relacionam com as variáveis ambientais e geográficas, buscamos avaliar se essa variação corporal poderia ser apenas por uma diferença etária ou sexual entre os espécimes, por isso fizemos comparação entre os grupos de idade e sexos.

Além do esperado, que jovens e adultos possuem tamanho de apêndices e tamanho corporal diferentes, com os adultos sendo maiores que os jovens, os resultados ainda mostraram diferença na coloração em *G. agilis*, com adultos sendo mais claros, avermelhados e amarelados que os juvenis (mais escuros e acinzentados). Também foi observada diferença na coloração em *S. minensis*, porém apenas na claridade do dorso, com os jovens mais escuros que os adultos. Importante apontar que a categoria “adultos” não teve subdivisões, sendo então uma categoria muito ampla, que abarca um longo tempo da história de vida e desenvolvimento do espécime, assim, se este amplo grupo for dividido em faixas etárias mais específicas, é possível que as relações entre as variáveis morfológicas e as ambientais apresentem resultados diferentes do observado no atual trabalho.

O dimorfismo sexual também foi como o esperado, de acordo com a literatura, com as fêmeas de *G. agilis* possuindo apêndices e tamanho corporal menor que os machos e as fêmeas de *S. minensis* com comprimento cabeça-corpo e cauda maior que dos machos. O resultado sobre o tamanho da cauda em *Sylvilagus* é bastante questionável, visto que a cauda foi muitas vezes descrita como ausente neste gênero (Ruedas *et al.*, 2017). As demais variáveis analisadas não apresentaram diferença estatística entre fêmeas e machos. Diferente do esperado, *C. thous*, espécie descrita sem dimorfismo sexual, apresentou fêmeas com dorso e listra mais claros que dos machos. Também foi possível perceber como os sexos responderam de maneira diferente às variáveis ambientais. Neste aspecto, destacamos *G. agilis*, que foi a espécie que apresentou mais variáveis morfológicas com dimorfismo sexual e diferenças nas interações das fêmeas e machos com as variáveis ambientais. *Gracilinanus agilis* é uma espécie semélpara, com a

sobrevivência dos machos diminuída drasticamente logo após a estação reprodutiva (Puida; Paglia, 2015). Assim sendo, o dimorfismo sexual na espécie é explicável visto que o sucesso reprodutivo dos machos poligínicos é fortemente influenciado pela massa corporal (Stockley *et al.* 1996, Holleley *et al.* 2006), enquanto a demanda das fêmeas é a lactação e cuidado com a prole. Possivelmente a maior correlação das fêmeas com os fatores ambientais pode estar ligada a estas necessidades energéticas e busca de recursos.

#### **4.2. Regras Biogeográficas**

Em estudos sobre regras biogeográficas dois pontos são relevantes: a generalização empírica (validação da regra) e a explicação dos fatores (Ashton *et al.*, 2000). Não ter a explicação dos possíveis fatores envolvidos, não invalida a regra ou o trabalho empírico por si só. Neste trabalho visamos a validação de três regras biogeográficas em três espécies de mamíferos neotropicais de diferentes portes e com ampla distribuição geográfica latitudinal. Não testamos mecanismos fisiológicos ou genéticos do porquê de as espécies abordadas seguirem ou não as regras, por isso confrontamos os resultados encontrados com os possíveis mecanismos descritos na literatura.

Considerando todas as relações entre as variáveis morfológicas analisadas nas três espécies avaliadas, utilizando, quando necessário, as características com diferenças entre os sexos de maneira independente, obtivemos 13 relações entre tamanho dos apêndices e temperatura de bulbo úmido (regra de Allen), 13 relações entre tamanho corporal e temperatura de bulbo úmido (regra de Bergmann) e cinco relações entre claridade da cor e a interação entre temperatura e umidade (regra de Gloger).

Para regra de Allen apenas duas correlações entre tamanhos dos apêndices com a temperatura de bulbo úmido foram significativas, uma positiva em *G. agilis* (oposto do esperado pela regra) e uma negativa em *C. thous*, ambas na variável morfológica de comprimento da pata posterior. Na regra de Bergmann, quatro dos testes entre tamanho corporal e temperatura de bulbo úmido tiveram resultados significativos, dois deles, ao contrário do esperado, em *G. agilis* (comprimento cabeça-corpo em fêmeas e machos) e dois conforme dita a regra, em *C. thous*

(comprimento cabeça-corpo e peso). Já para regra de Gloger, das cinco relações testadas em todos os táxons, entre a claridade da coloração e a relação temperatura e umidade relativa, as três significativas foram em *C. thous* (claridade do dorso em fêmeas e machos e claridade da listra) porém, não estão conforme o enunciado proposto para a regra. Por isso concluímos que apenas a regra de Bergmann foi seguida por *C. thous*.

#### 4.2.1. Regra de Allen

Apenas o comprimento da pata posterior nas fêmeas de *G. agilis* variou positivamente em função da temperatura de bulbo úmido, conforme dito na regra de Allen (Figura 25). Nenhuma variável de tamanho dos apêndices de *S. minensis* teve relação significativa com a temperatura de bulbo úmido (Figura 26). E em *C. thous* a variação do comprimento da pata posterior, única variável com relação estatisticamente significativa, foi negativa: quanto maior a temperatura, menor o tamanho da pata posterior (Figura 27), o inverso do esperado pela regra. Utilizando a definição de Mayr (1956), que a maioria dos fatores precisa seguir o que diz a regra para considerar que a espécie segue a regra, concluímos que nenhum dos táxons investigados segue a regra de Allen.

Para as aves, principalmente as diurnas, a termorregulação tem sido um fator importante na formação e evolução dos bicos (Symonds; Tattersall, 2010) e, provavelmente por isso, os estudos sobre as explicações fisiológicas de termorregulação e a influência da temperatura no tamanho dos apêndices são mais numerosos para aves que para mamíferos, apesar de serem os dois grupos mais estudados sobre o assunto.

Os resultados corroboram o descrito por Stevenson (1986) que as orelhas dos coelhos não seguem a regra de Allen, diferente do encontrado nas lebres, mesmo as orelhas sendo descritas como uma importante estrutura para a dissipação de calor nos lagomorfos (Griffing, 1974).

Diferente de Alroy (2019) não encontrei relação do tamanho da cauda de *G. agilis* com a latitude, sendo mais provável esta característica estar mais relacionada com o hábito arborícola, como abordado pelos autores. Costa e colaboradores

(2003) apontam que as orelhas maiores e mais largas, único traço que é maior em *G. agilis* que em *G. microtarsus*, pode estar relacionado a ocupação da espécie em ambientes quentes e secos. Os resultados, baseados em análise intraespecífica, não mostram uma relação linear entre as orelhas de *G. agilis* com a temperatura, o que sugere que uma comparação mais detalhada de dados morfológicos das duas espécies com a temperatura seria interessante para analisar esta questão em termos interespecíficos, desde que as duas são encontradas em simpatria na região sudeste do Brasil (Costa; Leite; Patton, 2003).

#### 4.2.2. Regra de Bergmann

A associação descrita pela regra de Bergmann é negativa (ou inversa): quanto maior a temperatura, menor o tamanho corporal. Apenas *C. thous* apresentou conformação com a regra de Bergmann, já que as variáveis comprimento cabeça-corpo e peso variaram inversamente em função da temperatura de bulbo úmido (Figura 30), ou seja, maior tamanho corporal em menores temperaturas. Comprimento cabeça-corpo também foi relacionado linearmente com a temperatura de bulbo úmido em *G. agilis* (fêmeas e machos), porém o inverso do descrito na regra, com espécimes maiores com o aumento da temperatura (Figura 28). Em *S. minensis* nenhuma relação significativa foi observada (Figura 29).

Nos mamíferos, os fatores que levam a essa tendência, em nível intraespecífico, ainda vem sendo debatidos. James (1970) faz uma proposta de reformulação do enunciado da regra de Bergmann, destacando a importância da umidade: “A variação intraespecífica de tamanho em homeotérmicos está relacionada a uma combinação de variáveis climáticas que inclui temperatura e umidade. O tamanho pequeno está associado a condições quentes e úmidas, o tamanho maior a condições mais frias ou secas.”. Alguns trabalhos, inclusive, apontam que a umidade pode ser uma variável até mais importante que a temperatura para a variação do tamanho. Nossos resultados da interação temperatura e umidade não diferiram muito dos resultados com a temperatura de bulbo úmido, mas sim com as análises utilizando a temperatura média anual, corroborando com essa importância na influência da umidade (Tabela 2).

Martinez *et al.* (2013) utilizam como definição da regra de Bergmann “animais homeotérmicos que habitam latitudes mais altas e climas mais frios tendem a ter tamanhos corporais maiores do que espécies relacionadas que vivem em ambientes mais quentes” (Bergmann, 1847 apud Martinez *et al.*, 2013). Segundo este grupo de estudo, a população de *C. thous* abaixo da linha do Equador segue a regra de Bergmann, já que possui uma clina de tamanho corporal em sua distribuição. Porém, essa conclusão foi feita utilizando a relação do tamanho do centroide como estimativa de tamanho corporal e a latitude, ao utilizarem a temperatura média anual não foi observada relação com o tamanho corporal na população abaixo da linha do Equador (Martinez *et al.*, 2013). Nas nossas análises, o comprimento total do crânio de *C. thous* foi a única variável que não teve relação com a temperatura de bulbo úmido e nenhuma relação das variáveis de tamanho corporal foi estatisticamente significativa com a latitude ou temperatura média anual. Tanto a definição da regra, quanto a metodologia de medição da variável morfológica e também o critério para definir se o táxon segue ou não a regra, utilizadas no presente trabalho foram diferentes de Martinez e colaboradores (2013), mas apesar das diferenças metodológicas e conceituais, a conclusão de ambos foi a mesma, que a espécie segue a regra de Bergmann abaixo da linha do Equador.

#### **4.2.3. Regra de Gloger**

Para verificação da adequabilidade da Regra de Gloger foi utilizada a luminância da cor da pelagem ( $L^*$ ) e a interação da temperatura com a umidade relativa (variáveis ambientais). De acordo com a regra, quanto mais quente e úmido o ambiente, mais escura a pelagem, ou seja, precisa haver uma relação negativa do  $L^*$  com a interação das variáveis ambientais. Assim, nenhuma das espécies analisadas segue a regra de Gloger. Em *G. agilis* e *S. minensis* não houve relação significativa entre os fatores (Figuras 32 e 33). *Cerdocyon thous* apresentou variação da claridade da coloração da pelagem em função dos fatores ambientais (relação da temperatura com a umidade relativa), porém nenhuma das relações está de acordo com o proposto pela regra, onde espécimes mais escuros seriam encontrados em maiores temperaturas e umidades, pois observamos que os espécimes foram mais escuros em menores temperaturas (Figura 31), as relações com a umidade foram diferentes nos sexos, as fêmeas apresentando o dorso mais

claro em menores umidades enquanto os machos tiveram dorso mais escuro em menores umidades.

A utilização da umidade relativa e a coleta de cor como dado quantitativo foram dois diferenciais desta tese. Normalmente, os trabalhos que investigam a regra de Gloger utilizam qualidades do ambiente, como ecorregiões ou biomas, como equivalentes dos pressupostos da regra; assim a savana é o equivalente a um ambiente quente e seco (Mooring; Eppert; Botts, 2020), por exemplo. Ou então, em trabalhos quantitativos, utilizam a precipitação (Cerezer *et al.*, 2024), por ser um dado obtido mais facilmente. Pelos nossos resultados, a umidade relativa e precipitação tiveram apenas uma correlação fraca (aproximadamente 30%) e apesar dos dados de umidade relativa utilizados serem uma aproximação calculada e não um dado obtido diretamente, consideramos ser uma variável mais adequada para a verificação da validade da regra.

A cor, por ser uma percepção à luz, está sujeita à subjetividade de interpretação, além de limitações físicas e culturais que podem existir quanto a esta percepção. Uma classificação padronizada da cor não é uma questão apenas das ciências naturais e muito menos um problema recente, sendo objeto de estudo para filósofos, poetas, pintores, físicos, sacerdotes e naturalistas. Em um experimento psicofísico envolvendo a determinação visual da cor de pequenos mamíferos da Coleção de Mamíferos Lillo (CML), da Universidade Nacional de Tucumán (Argentina), mesmo com o uso de tabelas de referência, a confiabilidade intraobservador (mesma cor para mesmos espécimes) variou entre 20 a 57,5% dependendo da quantidade de fichas de cor disponibilizadas aos observadores, enquanto a confiabilidade interobservador (diferentes observadores atribuindo a mesma cor para o mesmo espécime) foi de 36.4% para 68% com a menor quantidade de fichas de cor (Salinas; Sandoval; Colombo, 2018). A pelagem apresenta uma complexidade cromática heterogênea que as fichas e catálogos de cor (homogêneos) não possuem. Isso dificulta a correta identificação, principalmente quando há pequenas alterações na tonalidade da cor. Entre as diversas fragilidades no sistema de identificação de cor, cinco principais são destacadas (Endler, 1990): 1) Iluminação diferente leva à percepções diferentes; 2) As tabelas de cor referência são afetadas pelo tempo (desbotam, desgastam); 3) As pessoas variam sua

avaliação (Salinas; Sandoval; Colombo, 2018); 4) Cores adjacentes se afetam (a cor do ambiente influencia, as cores disponibilizadas nas fichas se influenciam, a cor no catálogo é influenciada pelas cores ao seu redor) e 5) A percepção humana da cor. Assim, devemos buscar um protocolo que supere os pontos fracos da metodologia subjetiva de determinação da cor, ou buscar uma medição objetiva e quantitativa.

A medição quantitativa e padronizada da cor é uma questão muito importante em estudos científicos, já que a reprodutibilidade é um dos princípios básicos do Método Científico. O espectrofotômetro tem sido utilizado para coleta quantitativa dos dados de cor em diversas áreas, incluindo dermatologia (Ascierto *et al.*, 2010), odontologia (Conte *et al.*, 2022) e qualidade de alimentos (Morawski, 2012), demonstrando alta correlação com métodos estabelecidos, como a fotografia digital (Potash *et al.*, 2021). Ele é capaz de medir e comparar a quantidade de luz absorvida, transmitida ou refletida por uma determinada amostra. Possui uma luz, de comprimento de onda conhecido, que incide na amostra e retorna ao sensor, possibilitando mensurar a quantidade de radiação eletromagnética absorvida pela amostra e conseqüentemente sua cor.

Para se classificar a cor de mamíferos, devemos também entender que se usamos peles depositadas em museus e demais coleções biológicas, elas devem representar a cor dos animais vivos, ou pelo menos, devemos entender como ela varia. A cor é suscetível à deterioração química ou degradação dos pigmentos, sendo que todas as etapas de preparação, preservação e armazenamento influenciam nessa deterioração (Sandoval Salinas *et al.*, 2018). Existe uma relação entre a antiguidade de armazenamento dos espécimes e a cor da pelagem, enfatizando a importância de considerar o tempo de armazenamento, entre outras circunstâncias, em estudos de investigação utilizando peles de mamíferos e onde a cor é importante (Sandoval Salinas *et al.*, 2018). A explicação para este resultado vem da comparação com estudo com aves (Burt Jr; Ichida, 2004), onde as cores por melanina mudam com o tempo através de degradação química ou estrutural. A eumelanina (pigmento escuro) degrada mais, gerando pigmentos vermelhos, além do pigmento vermelho/amarelo já existente produzido pela feomelanina, levando a peles mais antigas serem mais avermelhadas/amareladas (Doucet; Hill, 2009).

Neste estudo, a coloração foi a variável morfológica com mais correlações significativas com as variáveis ambientais e geográficas (Tabela 3), seguida das variáveis de tamanho corporal (Tabela 2) e por último as variáveis de tamanho dos apêndices (Tabela 1). Além disso, as correlações da coloração tiveram os maiores valores em módulo. Pela hipótese de proteção UV, era esperado que a claridade da coloração tivesse mais relação com a radiação, com espécimes mais escuros em maiores radiações, porém não foi observada nenhuma relação significativa da radiação com a claridade da cor do dorso em nenhuma das espécies testadas. Destacamos que a radiação teve relação com o eixo  $b^*$  em *S. minensis* e *C. thous*, indicando espécimes mais amarelados com o aumento da radiação.

Em *C. thous* a coloração apresentou uma grande variação entre os indivíduos, mas não foram observadas muitas relações significativas com as variáveis ambientais ou geográficas, exceto com a temperatura de bulbo úmido e interação entre temperatura e umidade relativa. Este resultado indica uma grande variação morfológica, mesmo entre espécimes do mesmo local, de maneira que um padrão em escala latitudinal não foi passível de ser significativo.

#### **4.3. Considerações finais**

Entre os demais fatores ambientais e geográficos testados, a temperatura média anual foi o que mais apresentou correlações significativas com as variáveis morfológicas, principalmente em *G. agilis*, seguida da evapotranspiração potencial e da latitude. Entre os mamíferos, que têm um conjunto diverso de respostas termorregulatórias, os monotremados e marsupiais são os grupos que mais podem auxiliar no entendimento sobre a evolução dos mecanismos termorreguladores (Tattersall *et al.*, 2012). Com menor taxa metabólica (Andrade; Pinto; Oliveira, 2006; Cooper; Withers; Cruz-Neto, 2010) e tamanho corporal muito diferente dos demais, o *G. agilis* apresentou 27% de correlações entre as variáveis morfológicas e as variáveis ambientais significativas, o maior valor entre os três táxons testados. A variação geográfica do tamanho dos apêndices das três espécies está melhor ilustrada no Apêndice B, do tamanho corporal no Apêndice C e da coloração no Apêndice D, onde estão representadas a média das medidas dos espécimes que ocorrem em em cada hexágono.

As regras de Allen e Bergmann podem ser indicadores do papel que a temperatura desempenha no crescimento, desenvolvimento e fisiologia animal. Entender o papel da temperatura no desenvolvimento nos leva a pensar nos impactos que as mudanças climáticas podem ter na sobrevivência e distribuição das espécies. A temperatura de bulbo úmido tem sido um método muito utilizado para entender e projetar os riscos das mudanças climáticas (Newth; Gunasekera, 2018, Vecellio *et al.*, 2022, Hall *et al.*, 2022), pois é a que mais faz sentido pela explicação de termorregulação.

A interpretação dos enunciados das regras é importante, além de usar (e citar) trabalhos que propõem um enunciado claro e utilizar as variáveis que atendam aos critérios propostos. Ao utilizar outras variáveis ou táxons, devemos ser cautelosos em chamar o teste de aplicabilidade da regra. Um exemplo de como a escolha das variáveis é importante: utilizamos a temperatura de bulbo úmido por conta da tradução do enunciado da regra de Bergmann feita por James (1970), porém, mesmo sendo altamente correlacionada com a temperatura média anual, os resultados das relações lineares com as variáveis morfológicas não foram iguais entre essas duas variáveis ambientais, mostrando mais uma vez, como a escolha das variáveis influencia nos resultados, interpretações e conclusões. Assim, nossos resultados das análises morfológicas e estatísticas, indicam que a regra foi não seguir as regras gerais estabelecidas por Allen, Bergman e Gloger.

## 5. CONCLUSÃO

A variação morfológica em resposta a fatores ambientais é um tema recorrente na biologia, um clássico exemplo disso são as regras biogeográficas, como a regra de Bergmann. Ela diz que os indivíduos tendem a ser maiores em menores temperaturas e menores em maiores temperaturas. Este padrão foi seguido apenas pela espécie *C. thous*, que demonstrou variação do tamanho corporal em função da temperatura de bulbo úmido.

*Gracilinanus agilis*, apesar de não ter seguido nenhuma das regras biogeográficas investigadas neste trabalho, foi a espécie com mais correlações com os fatores ambientais. Estes resultados podem ser atribuídos a fatores morfológicos (tamanho) e fisiológicos (metabolismo), características mais distintas deste táxon em relação aos demais.

Entre as variáveis morfológicas analisadas, a coloração da pelagem foi a característica que apresentou a maior variação em função das condições ambientais. A cor é uma variável relevante não apenas para a identificação de padrões fenotípicos, mas também para o entendimento da ecologia comportamental das espécies. Uma abordagem quantitativa e padronizada para a medição da cor da pelagem permite que as medições sejam replicáveis e comparáveis entre diferentes estudos e populações, com isso, a ciência ganha em precisão e profundidade, permitindo conclusões mais robustas sobre os efeitos ambientais nas características fenotípicas dos mamíferos e outros organismos. A padronização também facilita a análise de tendências de longo prazo, especialmente quando se trata de monitoramento de mudanças climáticas e suas implicações para a biodiversidade.

A definição clara dos enunciados e seus termos é essencial para garantir que a coleta e análise dos dados sejam adequadas. A falta de uma base comum para o entendimento das variáveis ambientais e suas implicações morfológicas pode resultar em interpretações equivocadas ou generalizações imprecisas. Por isso é importante utilizar e citar trabalhos que propõem um enunciado claro para assim utilizar as variáveis que atendam aos critérios propostos.

Este estudo não apenas evidencia a plasticidade fenotípica das espécies frente a fatores ambientais, mas também ressalta a importância de uma metodologia rigorosa e padronizada para a coleta e análise de dados, elementos fundamentais para a produção de conhecimento científico de qualidade.

## 6. REFERÊNCIAS

- ABREU, E. F., Casali *et al.* **Lista de Mamíferos do Brasil (2023-1) [Data set]**. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10428436>
- ALDUCHOV, Oleg A; ESKRIDGE, Robert E. Improved Magnus form approximation of saturation vapor pressure. **Journal of Applied Meteorology (1988-2005)**, p. 601–609, 1996.
- ALLEN, Joel A. The Influence of Physical Conditions in the Genesis of Species. **Scientific American**, v. 63, n. 1638, supp, p. 26247–26248, 1907.
- ALROY, John. Small mammals have big tails in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 8, p. 1042–1050, 2019.
- ANDRADE, Antenor; PINTO, Sergio Correia; OLIVEIRA, Rosilene Santos de. **Animais de laboratório: criação e experimentação**. Editora Fiocruz, 2006.
- ASCIERTO, Paolo A *et al.* The role of spectrophotometry in the diagnosis of melanoma. **BMC dermatology**, v. 10, p. 1–7, 2010.
- ASHTON, K. G.; TRACY, M. C.; DE QUEIROZ, A. Is Bergmann's rule valid for mammals? **American Naturalist**, v. 156, n. 4, p. 390–415, 2000.
- ASTÚA, Diego. Family Didelphidae (Opossums). In: WILSON, Don Ellis; WITTERMEIER, Russel Alan (eds.). **Handbook of Mammals of the World, Vol. 5: Monotremes and Marsupials**. Barcelona: Lynx Edicions, 2015. p. 70–187.
- BEISIEGEL, Beatriz *et al.* Avaliação do risco de extinção do Cachorro-do-mato *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) no Brasil. **Biodiversidade brasileira**, v. 3, n. 1, p. 138–145, 2013.
- BERTA, Annalisa. *Cerdocyon thous*. **Mammalian species**, n. 186, p. 1–4, 1982.
- BROWN, James H; LOMOLINO, Mark V. **Biogeografia**. 2. ed. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006. p. 691.

BRUN, Philipp *et al.* Global climate-related predictors at kilometer resolution for the past and future. **Earth System Science Data**, v. 14, n. 12, p. 5573–5603, 2022.

BUBADUÉ, Jamile de Moura *et al.* Character displacement under influence of Bergmann's rule in *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). **Hystrix**, v. 27, p. 1–10, 2016.

BURTT JR, Edward H; ICHIDA, Jann M. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. **The Condor**, v. 106, n. 3, p. 681–686, 2004.

CABRERA, Angel. On some South American canine genera. **Journal of Mammalogy**, v. 12, n. 1, p. 54–67, 1931.

CÁCERES, Nilton Carlos. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Editora UFMS, 2018.

CARMIGNOTTO, A. P. et al. *Gracilinanus agilis*.. In the IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015: e.T9417A22169828. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T9417A22169828.en>.

CASTELLÓ, José R. **Canids of the world: wolves, wild dogs, foxes, jackals, coyotes, and their relatives**. Princeton University Press, 2018.

CERQUEIRA, Rui. Descrição externa dos mamíferos. 2. Medidas externas do corpo. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 50, p. 7, 2007.

CONTE, Gianluca *et al.* Repeatability of dental shade by digital spectrophotometry in current, former, and never smokers. **Odontology**, v. 110, n. 3, p. 605–618, 2022.

COOPER, C.E.; WITHERS, P.C.; CRUZ-NETO, A.P. Metabolic, ventilatory and hygric physiology of a South American marsupial, the long-furred woolly mouse opossum. **Journal of Mammalogy**. v. 91, p 1-10. 2010.

CORDEIRO-ESTRELA, Pedro. Determinação do nome científico do tapiti (Lagomorpha: Leporidae) do Pantanal. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais**, v. 17, n. 3, p. 689–699, 2022.

COSTA, Leonora Pires; LEITE, Yuri L R; PATTON, James L. Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia: Didelphidae) from Brazil. **Proceedings-Biological Society of Washington**, v. 116, n. 2, p. 275–292, 2003.

CUI, Jifa *et al.* Functional adaptation rather than ecogeographical rules determine body-size metrics along a thermal cline with elevation in the Chinese pygmy dormouse (*Typhlomys cinereus*). **Journal of Thermal Biology**, v. 88, n. 8, 2020.

DELHEY, Kaspar. A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: definitions, interpretations and evidence. **Biological Reviews**, v. 94, n. 4, p. 1294–1316, 2019.

DOUCET, Stéphanie M.; HILL, Geoffrey E. Do museum specimens accurately represent wild birds? A case study of carotenoid, melanin, and structural colours in long-tailed manakins *Chiroxiphia linearis*. **Journal of Avian Biology**, v. 40, n. 2, p. 146–156, 2009.

DURANT, Pedro; GUEVARA, Manuel A. A new rabbit species (*Sylvilagus*, Mammalia: Leporidae) from the lowlands of Venezuela. **Revista de Biologia Tropical**, v. 49, n. 1, p. 369–381, 2001.

ENDLER, John A. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 41, n. 4, p. 315–352, 1990.

FICK, Stephen E; HIJMANS, Robert J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

GEISE, L.; OLIVEIRA, M.V.B.; PERCEQUILLO, A.R.; DELCIELLOS, A.C.; OLIVEIRA, A.C.M.; BONVICINO, C.R.; SILVA, C.R.; MORAES, D.A.; MEDEIROS, D.L.; CHEREM, J.J.; LESSA, L.G.; COSTA, L.P.; TIEPOLO, L.M.; WEKSLER, M.; ALVAREZ, M.R.D.V.; GRAIPEL, M.E.; FARIA, M.B.; D'ANDREA, P.S. 2023. *Gracilinanus agilis* (Burmeister, 1854). Sistema de Avaliação do Risco de Extinção

da Biodiversidade - SALVE. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br> DOI: 10.37002/salve.ficha.23181 - Acesso em: 13 de Mar. de 2025.

GRIFFING, James P. Body measurements of black-tailed jackrabbits of southeastern New Mexico with implications of Allen's rule. **Journal of Mammalogy**, v. 55, n. 3, p. 674–678, 1974.

GUDINHO, Filipe S; WEKSLER, Marcelo. On the dental formulae of Brazilian terrestrial Carnivora (Mammalia). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 93, p. e20191384, 2021.

HALL, Andrew et al. Spatial analysis of outdoor wet bulb globe temperature under RCP4.5 and RCP8.5 scenarios for 2041–2080 across a range of temperate to hot climates. **Weather and Climate Extremes**, v. 35, p. 100420, 2022.

HOLLELEY, Clare E. et al. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 11, p. 3439-3448, 2006.

JAMES, Frances C. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. **Ecology**, v. 51, n. 3, p. 365-390, 1970.

MACEDO, Joana Silva *et al.* Classes dentárias e de desenvolvimento em marsupiais: um método de análise para animais vivos em campo. **Mastozoologia Neotropical**, v. 13, n. 1, p. 133–136, 2006.

MARTINEZ, Pablo A. *et al.* Bergmann's rule across the equator: A case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). **Journal of Animal Ecology**, v. 82, n. 5, p. 997–1008, 2013.

MAYR, Ernst. Geographical character gradients and climatic adaptation. **Evolution**, v. 10, n. 1, p. 105–108, 1956.

MILBERG, Per; ERIKSSON, Victor; BERGMAN, Karl-Olof. Assemblages of flower-visiting insects in clear-cuts are rich and dynamic. **European Journal of Entomology**, v. 118, p. 182–191, 2021.

MOOJEN, João. Captura e preparação de pequenos mamíferos para coleções de estudo. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, 1943.

MOORING, Michael S.; EPPERT, Amy A.; BOTTS, Ryan T. Natural selection of melanism in Costa Rican jaguar and onchilla: a test of Gloger's Rule and the temporal segregation hypothesis. **Tropical Conservation Science**, v. 13, p. 1940082920910364, 2020.

MORATO, R.G.; LEMOS, F.G.; LEUCHTENBERGER, C.; TIRELLI, F.P.; SARANHOLI, B.H.; DIAS, D.M.; RAMALHO, E.E.; ABRA, F.; AZEVEDO, F.C.; MAZIM, F.D.; COSTA, H.C.M.; DALPONTE, J.C.; RHEINGANTZ, M.L.; MARINHO, P.H.D.; JORGE, R.S.P.; PAULA, R.C.; OLIVEIRA, T.G. 2023. *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766). Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade - SALVE. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br> DOI: 10.37002/salve.ficha.13996.2 - Acesso em: 14 de Mar. de 2025.

MORAWSKI, Roman Z. Measurement data processing in spectrophotometric analysers of food. Review paper. **Metrology and measurement systems**, v. 19, n. 4, p. 623–652, 2012.

NELDER, John Ashworth; WEDDERBURN, Robert W M. Generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society Series A: Statistics in Society**, v. 135, n. 3, p. 370–384, 1972.

NEWTN, David; GUNASEKERA, Don. Projected changes in wet-bulb globe temperature under alternative climate scenarios. **Atmosphere**, v. 9, n. 5, p. 187, 2018.

NUDDS, R. L.; OSWALD, S. A. An interspecific test of Allen's rule: Evolutionary implications for endothermic species. **Evolution**, v. 61, n. 12, p. 2839–2848, 2007.

PAGLIA, Adriano P *et al.* Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição/annotated checklist of Brazilian mammals. **Occasional papers in conservation biology**, v. 6, n. 6, 2012.

POTASH, Alex D. *et al.* A comparison of animal color measurements using a commercially available digital color sensor and photograph analysis. **Current Zoology**, v. 66, n. 6, p. 601–606, 2021.

PRIST, Paula Ribeiro; DA SILVA, Marina Xavier; PAPI, Bernardo. **Guia de rastros de mamíferos neotropicais de médio e grande porte**. Folio Digital, 2020.

PUIDA, Daniele Bilate Cury; PAGLIA, Adriano Pereira. Primary productivity and the demography of *Gracilinanus agilis*, a small semelparous marsupial. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 1, p. 221-229, 2015.

REIS, Nelio Roberto. **Mamíferos do Brasil: guia de identificação**. Technical books, 2010.

RENSCH, Bernhard. Some problems of geographical variation and species-formation. *In:* , 1938. **Proceedings of the Linnean Society of London**. 1938. p. 275–285.

RIEK, Alexander; GEISER, Fritz. Developmental phenotypic plasticity in a marsupial. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, n. 9, p. 1552–1558, 2012.

RUEDAS, Luis A *et al.* A Prolegomenon to the Systematics of South American Cottontail Rabbits (Mammalia, Lagomorpha, Leporidae: *Sylvilagus*): Designation of a Neotype for *S. brasiliensis* (Linnaeus, 1758), and Restoration of *S. andinus* (Thomas, 1897) and *S. tapetillus* Thomas, 191. [s. l.], 2017.

SALEWSKI, Volker; WATT, Cortney. Bergmann's rule: A biophysiological rule examined in birds. **Oikos**, v. 126, n. 2, 2017.

ICMBio, 2025. Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade – SALVE. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br/>. Acesso em: 13 de Mar. de 2025.

SANDOVAL SALINAS, M. L. *et al.* The pattern of color change in small mammal museum specimens: is it independent of storage histories given museum-specific conditions?. **BMC Research Notes**, v. 11, n. 1, p. 1–6, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13104-018-3544-x>.

SANDOVAL SALINAS, M. L.; SANDOVAL, J. D.; COLOMBO, E. M. Sobre la determinación subjetiva del color de especímenes biológicos: el caso el pelaje de pequeños mamíferos. In: **ANALES AFA**. 2018. p. 11-19.

SILLERO-ZUBIRI, Claudio. Family Canidae (Dogs). In: WILSON, Don Ellis; WITTERMEIER, Russel Alan (eds.). **Handbook of Mammals of the World, Vol. 1: Carnivores**. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. p. 352–447.

SMITH, Andrew T *et al.* **Lagomorphs: pikas, rabbits, and hares of the world**. JHU Press, 2018.

STEVENSON, Robert D. Allen's rule in North American rabbits (*Sylvilagus*) and hares (*Lepus*) is an exception, not a rule. **Journal of Mammalogy**, v. 67, n. 2, p. 312–316, 1986.

STOCKLEY, Paula *et al.* Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew. **Behavioral Ecology**, v. 7, n. 3, p. 334-340, 1996.

STULL, Roland. Wet-bulb temperature from relative humidity and air temperature. **Journal of applied meteorology and climatology**, v. 50, n. 11, p. 2267–2269, 2011.

SYMONDS, Matthew R.E. E; TATTERSALL, Glenn J. Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen's rule. **The American Naturalist**, v. 176, n. 2, p. 188–197, 2010.

TATTERSALL, Glenn J. *et al.* Coping with thermal challenges: physiological adaptations to environmental temperatures. **Compr Physiol**, v. 2, n. 3, p. 2151–2202, 2012.

THE JAMOVI PROJECT. **Jamovi**. 2023. Disponível em: <https://www.jamovi.org>.

VECELLIO, Daniel J. *et al.* Evaluating the 35 C wet-bulb temperature adaptability threshold for young, healthy subjects (PSU HEAT Project). **Journal of Applied Physiology**, v. 132, n. 2, p. 340-345, 2022.

VOSS, Robert S.; LUNDE, Darrin P.; JANSA, Sharon A. On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. **American Museum Novitates**, n. 3482, p. 1–34, 2005.

ZINK, R M; REMSEN JR, J V. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. **Current ornithology**, v. 4, p. 1, 1986.

**Apêndice A - Medidas morfológicas dos espécimes avaliados no presente trabalho, apresentadas como: valor mínimo-valor máximo (média)**

<i>Gracilinanus agilis</i>					
	Todos (n = 618)	Juvenil (n = 36)	Adulto		
			Total (n = 556)	Fêmeas (n = 209)	Machos (n = 310)
Comprimento da cauda (mm)	73 - 172 (128)	73 - 113 (93,6)	74,5 - 172 (130)	74,5 - 172 (126)	82,3 - 166 (134)
Pata Posterior (mm)	9 - 26,5 (15,8)	9 - 16 (13,3)	9,3 - 26,5 (16)	9,3 - 26,5 (15,7)	10 - 23 (16,1)
Orelha (mm)	5,56 - 44 (20,2)	11 - 23 (15,9)	5,56 - 44 (20,5)	13 - 35 (20,2)	5,56 - 44 (20,7)
Viscerocranium (mm)	8,04 - 65,9 (14,5)	8,04 - 65,3 (12,1)	8,98 - 65,9 (14,5)	9,54 - 61,2 (13,8)	8,98 - 65,9 (14,3)
Nasal (mm)	7,04 - 65,9 (13,7)	7,04 - 65,3 (11,3)	8,35 - 65,9 (13,8)	8,58 - 61,2 (13)	8,35 - 65,9 (13,6)
Comprimento do corpo (mm)	53 - 243 (101)	53 - 83 (68,3)	66 - 243 (103)	68 - 231 (99,2)	66 - 243 (106)
Peso (g)	5 - 122 (23,1)	5 - 19 (8,64)	8 - 122 (24,1)	8 - 69 (21,3)	8 - 122 (26,5)
Crânio total (mm)	19,9 - 145 (32,1)	19,9 - 139 (28,1)	21,9 - 141 (32,1)	22,2 - 133 (30,7)	21,9 - 141 (31,5)
L* (média)	30,3 - 54,2 (38,2)	32,4 - 41,2 (36,6)	30,3 - 54,2 (38,2)	31,9 - 54,2 (38,3)	30,3 - 50,5 (38,2)
a* (média)	2,9 - 11,4 (7,26)	4,91 - 9,27 (6,79)	2,9 - 11,4 (7,32)	2,9 - 11,4 (7,37)	3,93 - 11,4 (7,33)
b* (média)	5,54 - 17,5 (9,34)	6,06 - 10 (8,14)	5,54 - 17,5 (9,43)	5,54 - 14 (9,35)	6,04 - 17,5 (9,51)

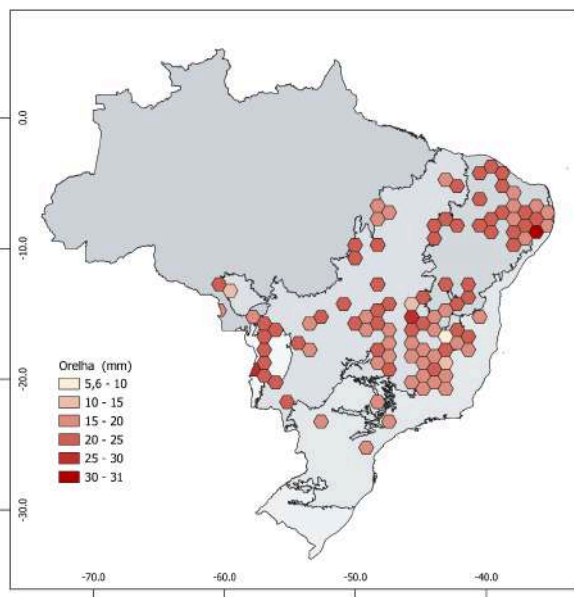
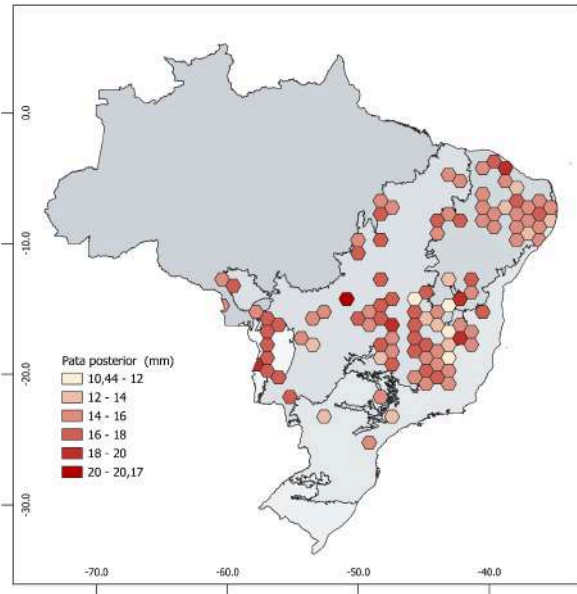
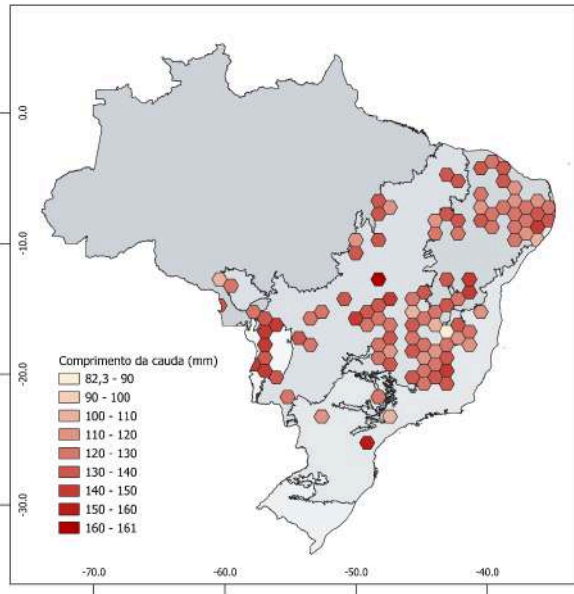
*Sylvilagus minensis*

	Todos (n = 264)	Juvenil (n = 42)	Adulto		
			Total (n = 204)	Fêmeas (n = 85)	Machos (n = 76)
Comprimento da cauda (mm)	0 - 65 (14,3)	0 - 20 (7,87)	0 - 65 (15,9)	0 - 43 (17,9)	0 - 65 (13,1)
Pata Posterior (mm)	25 - 98 (72,5)	33 - 80 (49,3)	25 - 98 (77,5)	60 - 90 (78)	25 - 93 (76,4)
Orelha (mm)	18 - 85 (57,1)	18 - 60 (38,7)	35 - 85 (61,3)	47 - 85 (61,4)	35 - 82 (60,8)
Viscerocranium (mm)	8,58 - 62,8 (30,6)	8,58 - 62,8 (25,6)	12,4 - 48,8 (31,3)	12,4 - 48,8 (30,9)	14,4 - 44,8 (31,4)
Nasal (mm)	8,1 - 48,6 (26,5)	8,1 - 48,6 (21,9)	11,5 - 41,9 (27,2)	11,5 - 41,9 (26,8)	13,6 - 39,7 (27,4)
Comprimento do corpo (mm)	118 - 490 (319)	118 - 370 (192)	201 - 490 (350)	240 - 490 (360)	201 - 400 (339)
Peso (g)	58,5 - 2300 (722)	58,5 - 900 (162)	240 - 2300 (887)	240 - 1410 (930)	360 - 2300 (858)
Crânio total (mm)	20,7 - 135 (65,9)	20,7 - 135 (57,5)	28,4 - 91,8 (67,1)	28,4 - 91,8 (66,2)	30,7 - 85,9 (67,5)
L* (média)	25,4 - 50,2 (34,1)	25,4 - 43,4 (32,8)	27,3 - 50,2 (34,5)	28,3 - 50,2 (34,7)	27,7 - 48,1 (34,7)
a* (média)	2,38 - 10,3 (6,46)	3,66 - 8,96 (6,62)	2,38 - 10,3 (6,39)	3,83 - 8,56 (6,42)	3,21 - 10,3 (6,38)
b* (média)	3,36 - 18,8 (8,69)	6,03 - 18,8 (9,11)	4,75 - 18,7 (8,71)	4,75 - 18,7 (8,57)	5,19 - 17,9 (9,05)

*Cerdocyon thous*

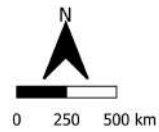
	Todos (n = 626)	Juvenil (n = 52)	Adulto		
			Total (n = 511)	Fêmeas (n = 180)	Machos (n = 209)
Comprimento da cauda (mm)	45,1 - 600 (287)	45,1 - 355 (219)	110 - 600 (297)	110 - 440 (293)	190 - 600 (301)
Pata Posterior (mm)	22 - 360 (119)	22 - 150 (103)	30 - 360 (122)	30 - 224 (120)	40 - 360 (123)
Orelha (mm)	7,7 - 139 (68)	7,7 - 76 (59,2)	12,4 - 139 (69,4)	35 - 139 (69,5)	12,4 - 83 (69,7)
Viscerocranium (mm)	12,2 - 73,3 (59,3)	19,2 - 58,2 (41,2)	12,2 - 73,3 (61,2)	12,2 - 71,4 (61,1)	12,3 - 72,7 (60,6)
Nasal (mm)	11,1 - 58,8 (45,2)	13,8 - 43 (31,8)	11,1 - 58,8 (46,6)	11,8 - 57,5 (46,6)	11,1 - 58,8 (46,2)
Comprimento do corpo (mm)	155 - 1055 (597)	155 - 644 (434)	198 - 1055 (619)	198 - 1055 (610)	330 - 1040 (626)
Peso (g)	138 - 15035 (4810)	190 - 6000 (1882)	138 - 15035 (5315)	470 - 15035 (5274)	1389 - 12500 (5542)
Crânio total (mm)	27,1 - 344 (128)	51 - 122 (86,2)	27,1 - 344 (133)	27,1 - 159 (131)	27,7 - 344 (133)
L* (média)	20 - 52,4 (39,5)	25,9 - 50,9 (38,6)	20 - 52,4 (39,7)	28,3 - 48,5 (40,2)	20 - 51,4 (39)
a* (média)	-0,885 - 7,01 (2,68)	0,167 - 5,56 (2,95)	-0,885 - 6,68 (2,66)	0,91 - 6,68 (2,66)	-0,885 - 6 (2,58)
b* (média)	2,3 - 15,6 (6,98)	2,68 - 10 (6,7)	2,3 - 14,4 (7,09)	3,58 - 13,6 (7,25)	2,3 - 14,4 (6,84)
L* listra (média)	9,39 - 48,9 (25,3)	12,6 - 48,9 (27,4)	9,39 - 40,1 (25,4)	15,2 - 38,1 (25,9)	9,39 - 40,1 (24,4)
a* listra (média)	-4,1 - 6,03 (0,371)	-1,35 - 4,83 (1,39)	-4,1 - 6,03 (0,296)	-3,56 - 4,94 (0,331)	-4,1 - 4,57 (0,0918)
b*listra (média)	-2,1 - 12,9 (2,56)	0,103 - 10,2 (3,26)	-2,1 - 9,78 (2,6)	-1,12 - 8,52 (2,8)	-2,1 - 9,78 (2,17)

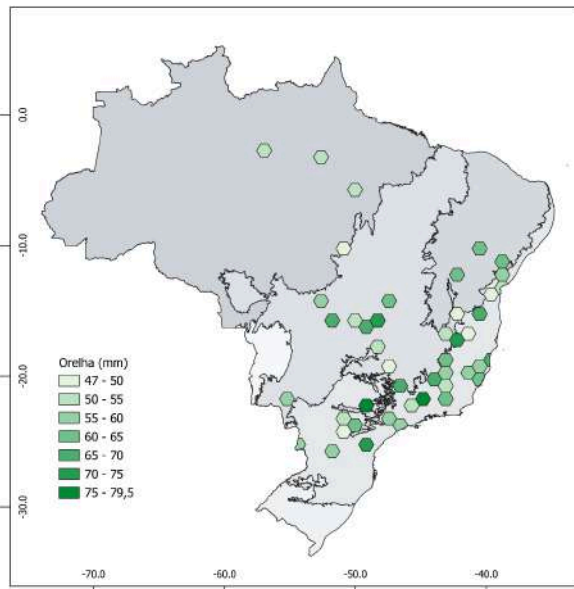
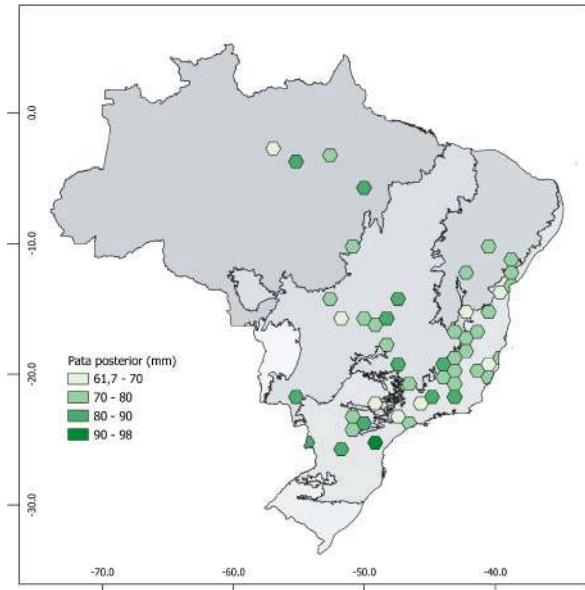
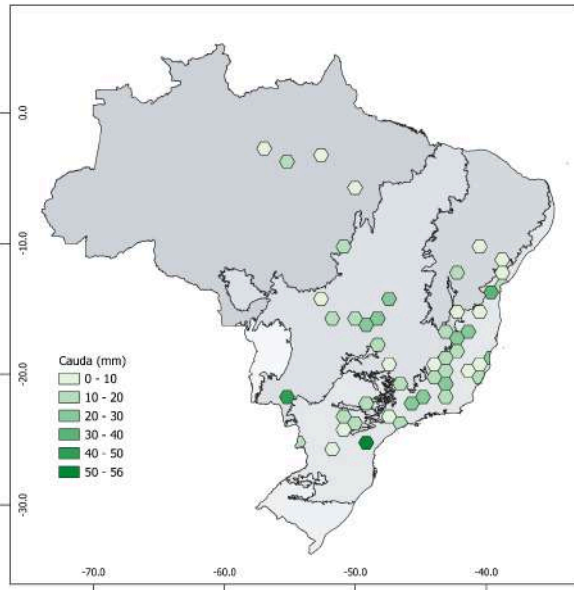
## Apêndice B - Variação geográfica do tamanho dos apêndices



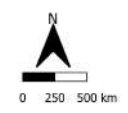
Bioma

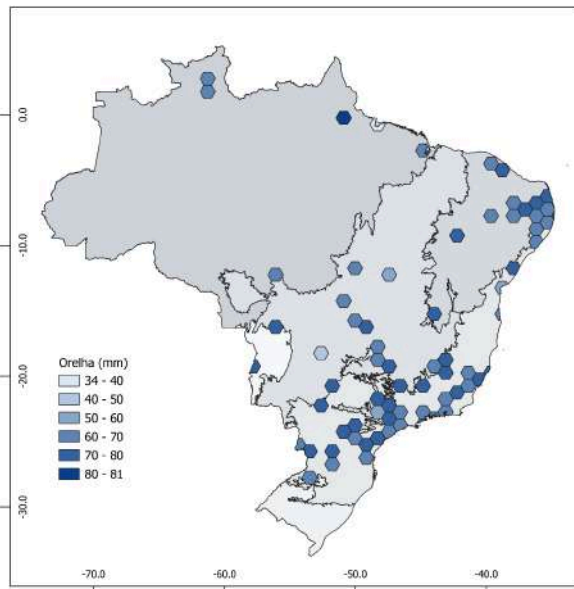
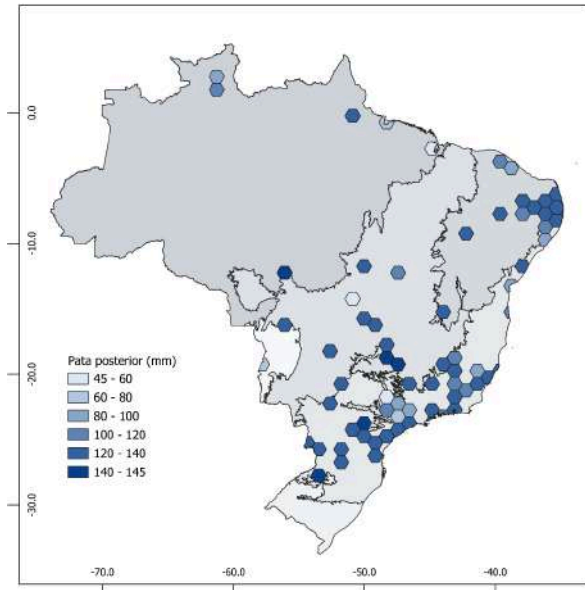
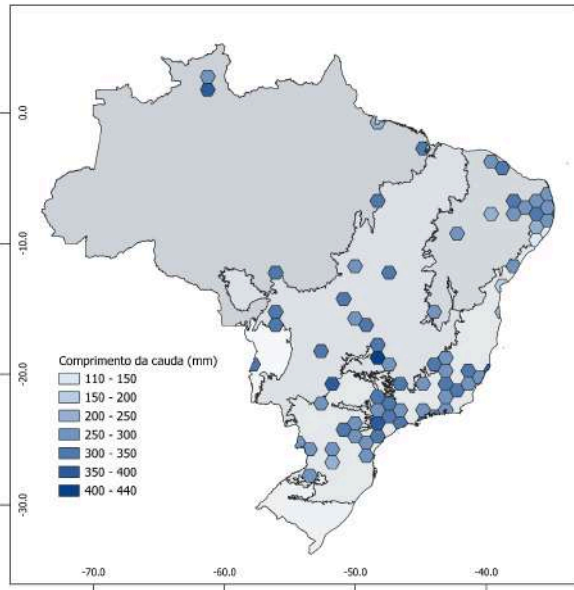
- Amazônia
- Caatinga
- Cerrado
- Mata Atlântica
- Pampa
- Pantanal



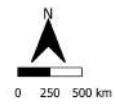


- Bioma**
- Amazônia
  - Caatinga
  - Cerrado
  - Mata Atlântica
  - Pampa
  - Pantanal

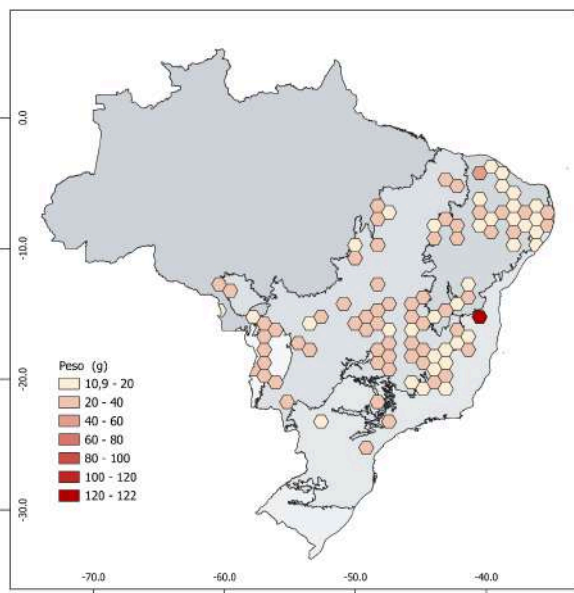
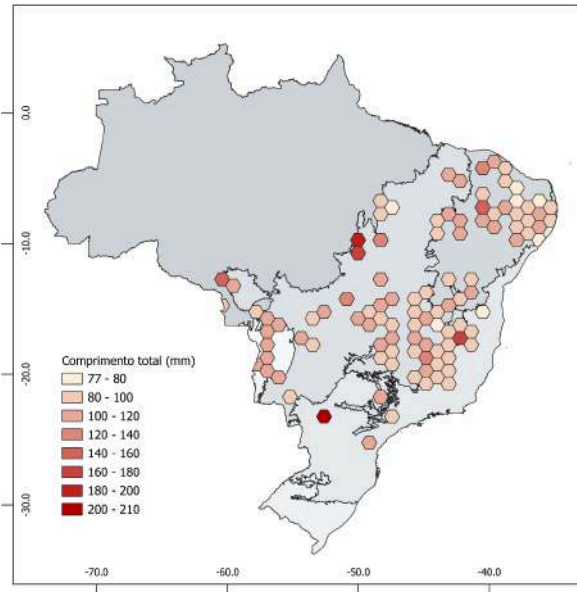
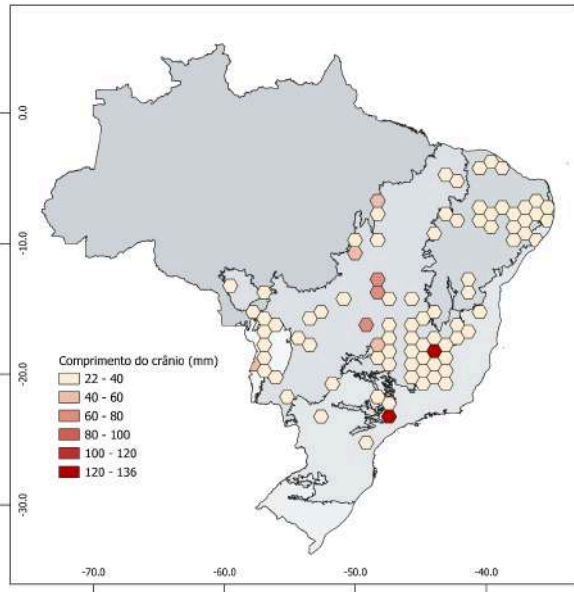




- Bioma**
- Amazônia
  - Cacatinga
  - Cerrado
  - Mata Atlântica
  - Pampa
  - Pantanal

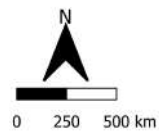


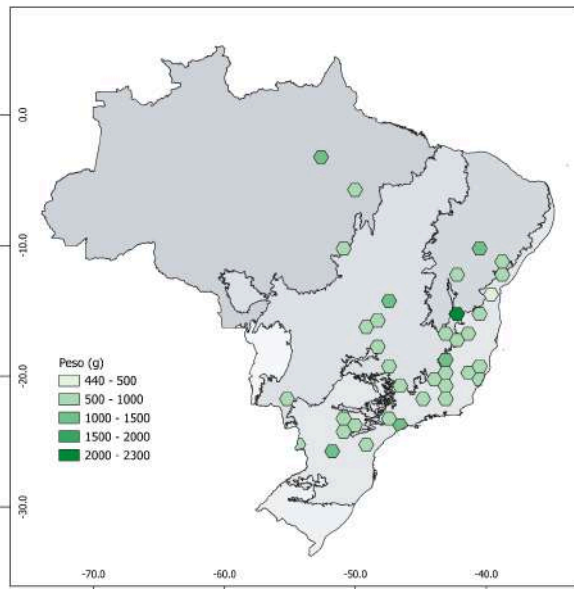
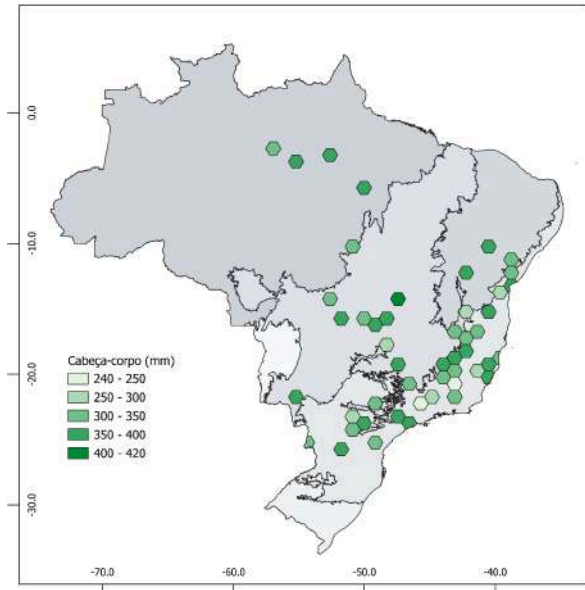
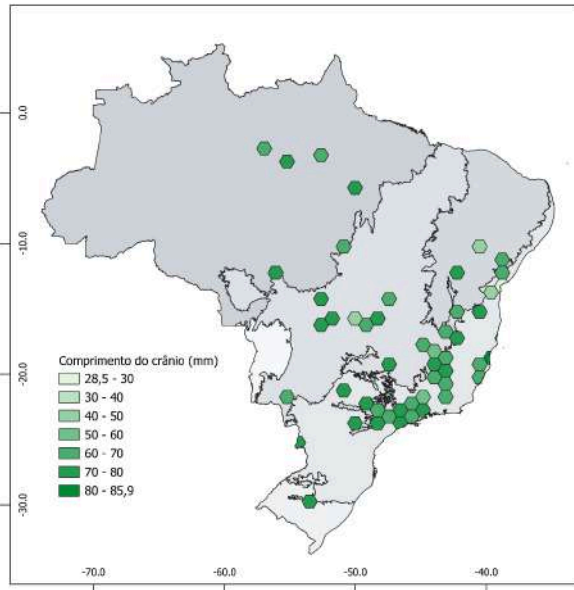
## Apêndice C - Variação geográfica do tamanho corporal



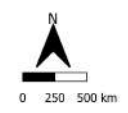
Bioma

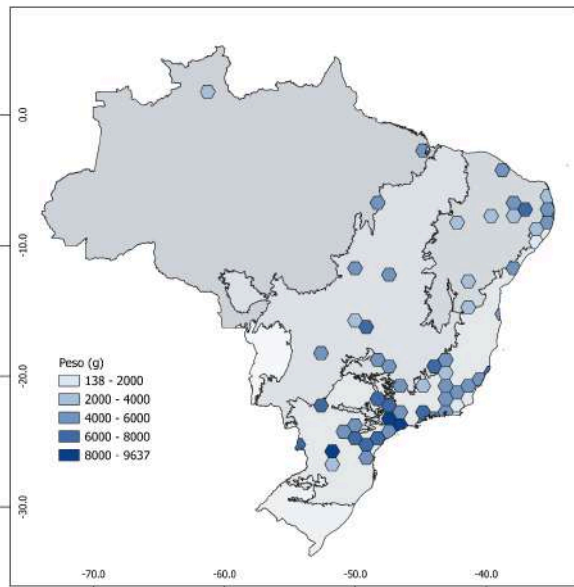
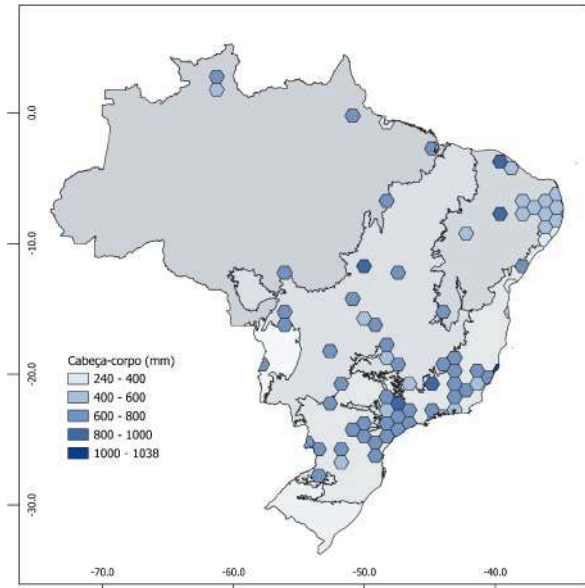
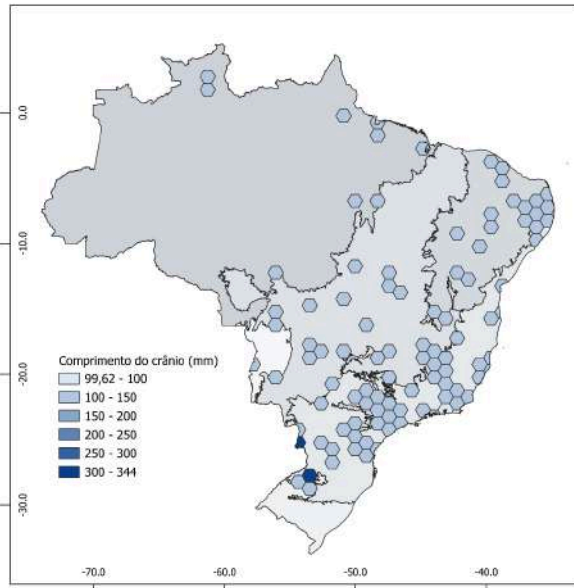
- Amazônia
- Caatinga
- Cerrado
- Mata Atlântica
- Pampa
- Pantanal



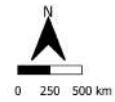


- Bioma**
- Amazônia
  - Caatinga
  - Cerrado
  - Mata Atlântica
  - Pampa
  - Pantanal

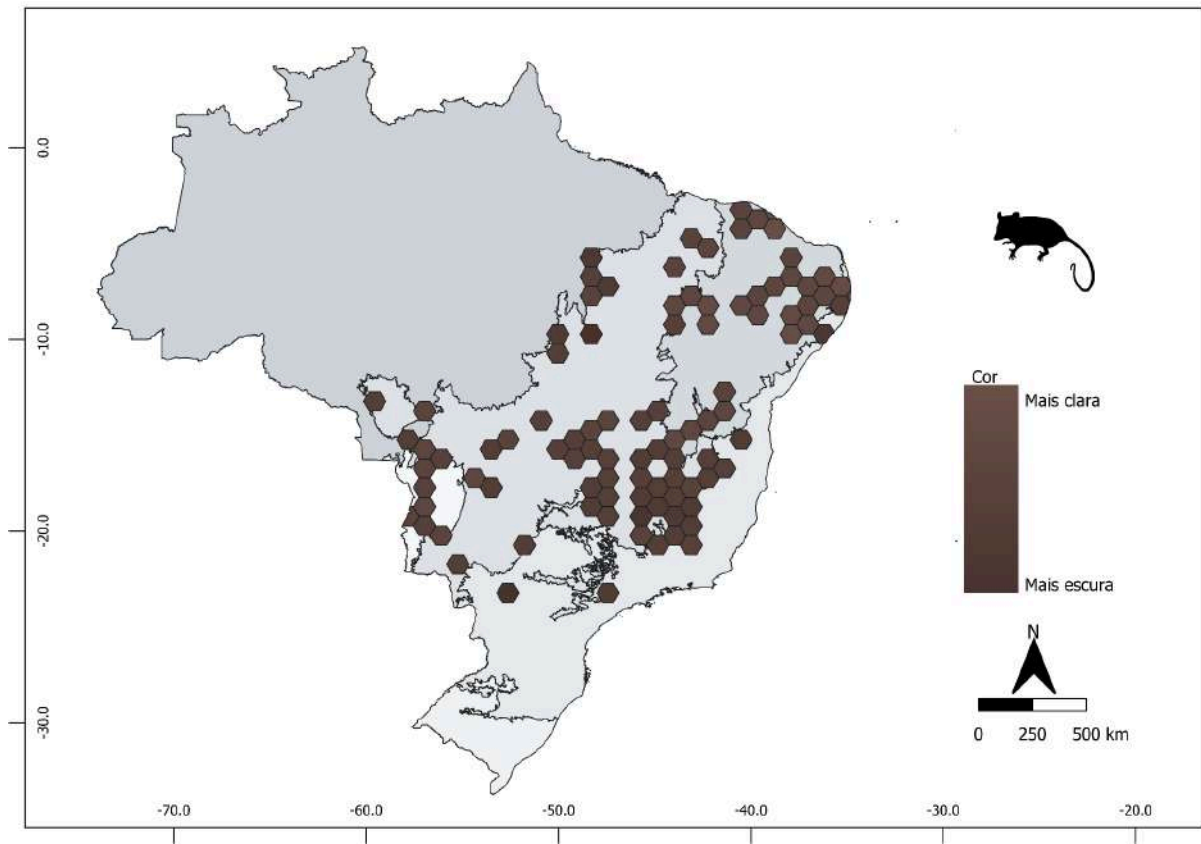


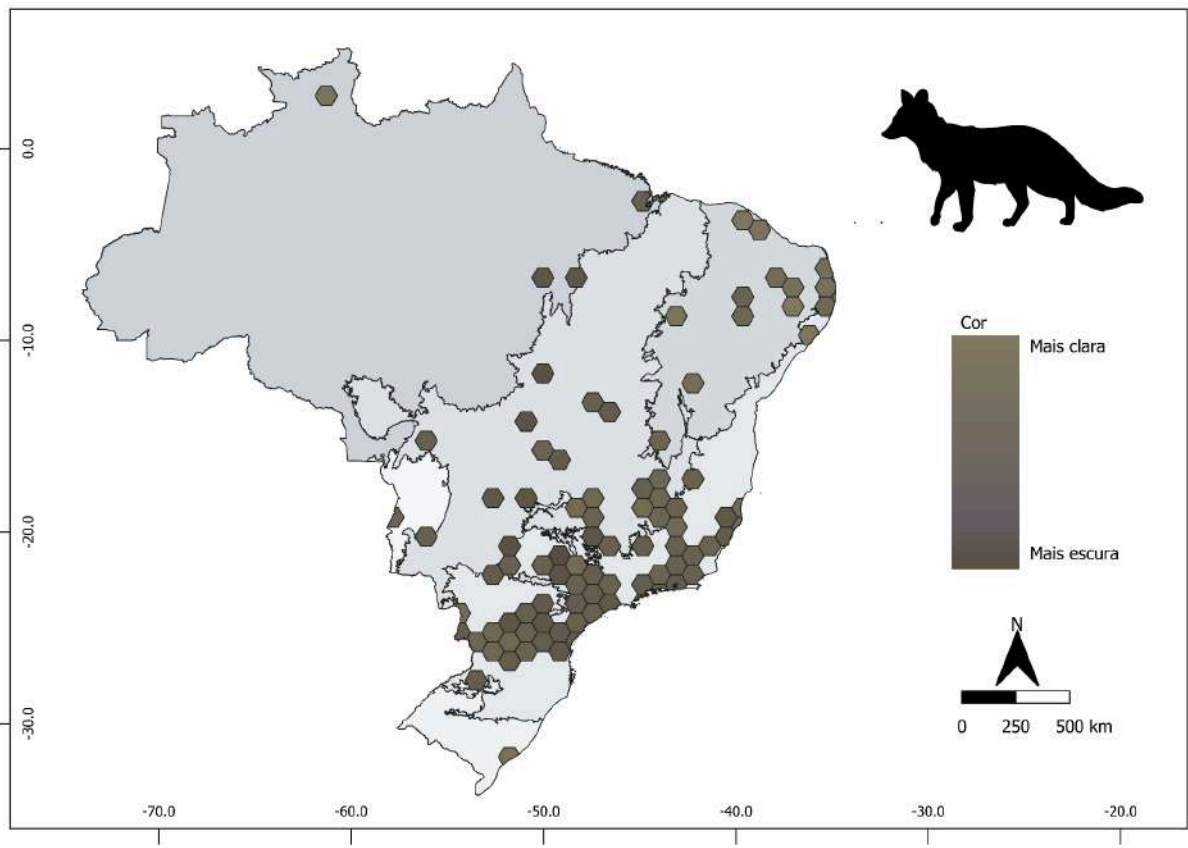
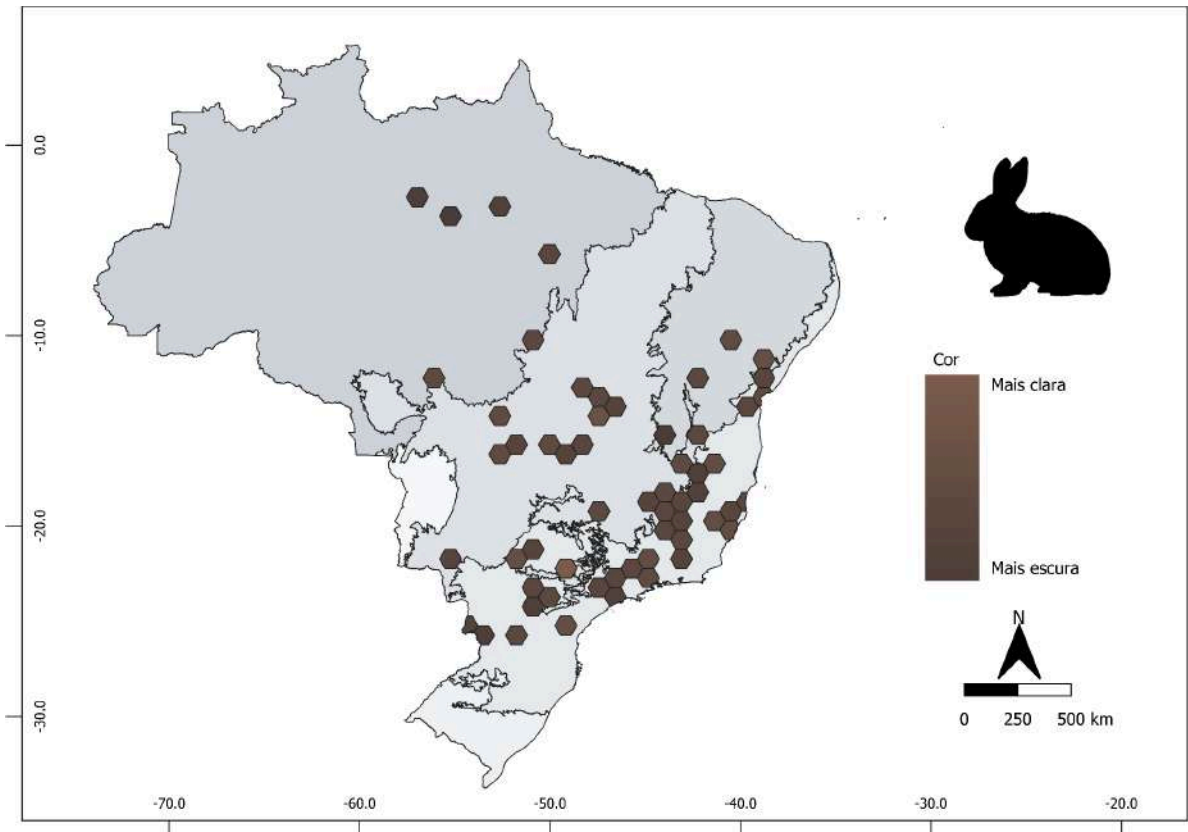


- Bioma
- Amazônia
  - Catinga
  - Cerrado
  - Mata Atlântica
  - Pampa
  - Pantanal



## Apêndice D - Variação geográfica da coloração





## Apêndice E - Lista dos espécimes examinados

*Gracilinanus agilis*: **CM**: 644, 649, 2714, 2715, 2721, 2735, 3399, 3416, 3439, 3891, 4895; **MBML**: 2389; **MCN-M**: 20, 45, 60, 75, 77, 79, 81, 82, 134, 138, 139, 179, 180, 299, 315, 316, 317, 387, 424, 656, 673, 687, 688, 859, 1024, 1148, 1251, 1253, 1257, 1278, 1426, 1555, 1556, 1715, 1802, 1835, 1836, 1837, 1843, 1851, 1935, 2090, 2143, 2181, 2189, 2564, 2627, 2675, 2680, 3132, 3156, 3159, 3266, 3362, 3372, 3374, 3421, 3500, 3516, 3543, 3559, 3676, 3790; **MHNCI**: 4606, 6034; **MNRJ**: 17163, 24704, 24710, 27834, 38513, 38540, 38553, 38556, 38564, 38567, 38640, 38660, 38661, 38662, 38686, 38702, 38903, 38928, 38962, 39002, 39022, 39023, 39043, 39049, 39067, 39124, 39212, 4072, 42842, 42845, 42979, 42981, 42982, 42987, 4465, 46538, 46539, 46540, 46541, 46542, 46543, 46544, 46545, 46546, 46547, 46548, 46549, 46550, 46551, 46552, 46567, 46568, 4787, 4790, 48967, 50168, 55762, 55763, 55921, 55923, 55924, 55925, 55926, 55927, 56092, 56143, 56144, 60189, 60473, 60488, 60494, 60499, 60506, 61651, 63281, 63282, 63291, 63295, 63296, 63320, 63322, 63325, 63394, 63405, 63414, 63419, 63422, 63432, 64286, 64376, 64403, 64412, 64488, 64497, 64498, 64499, 64539, 64628, 64663, 64695, 64696, 64712, 66268, 67080, 67081, 67593, 67599, 67606, 67607, 67611, 69990, 71268, 72686, 72688, 72689, 72690, 72691, 72692, 72693, 73450, 73452, 75072, 75078, 75081, 75132, 75135, 75147, 75148, 75149, 75150, 75227, 75228, 75230, 75232, 75239, 75243, 7573, 75986, 78154, 81703, 81704, 81705, 81706, 81745, 81746, 81747, 81748, 81749, 81750, 81751, 81752, 81753, 81754, 81755, 81756, 81757, 81758, 81759, 81760, 81761, 82779, 82780, 82781, 82782, 82783, 82784, 82785, 82786; **MZUSP**: 19533, 30467, 30468, 30470, 30478, 30479, 30481, 30485, 30486, 30488, 30489, 30491, 30492, 30494, 30495, 30517, 34697, 34701, 34703, 34705, 34706, 34707, 35186, 35187, 35188, 35190, 35191, 35192, 35272, 35273, 35275, 35276, 35277, 35278, 35279, 35280, 35281, 35282, 35283, 35284, 35285, 35286, 35287, 35288, 35289, 35290, 35291, 35292, 35293, 35294, 35297, 35299, 35300, 35303, 35304, 35306, 35307, 35308, 35309, 35311, 4120; **UFES-MAM**: 1265, 1266, 1267, 1268, 1269, 1270, 1271, 1413, 1541, 1542; **UFMG**: 1464, 1660, 1662, 1663, 1664, 1665, 1696, 1697, 1709, 1762, 1763, 1984, 1985, 2312, 2365, 2377, 2378, 2379, 2380, 2381, 2383, 2384, 2385, 2386, 2407, 2433, 2434, 2435, 2493, 2494, 2495, 2496, 2497, 2498, 2499, 2500, 2501, 2502, 2503, 2504, 2505, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510, 2511, 2512, 2513, 2514, 2515, 2516, 2517, 2518, 2519, 2520, 2521, 2522, 2523, 2524, 2525, 2526, 2527, 2528, 2529, 2530, 2531, 2532, 2533, 3827, 3828, 3829, 3830, 3859, 8013, 8014, 8084, 8086, 8088, 8910, 8911; **UFPB**: 10064, 10166, 10172, 10174, 10176, 10179, 10182, 10183, 10931, 10936, 10952, 10954, 10956, 11377, 11379, 11672, 11675, 11678, 11685, 11686, 11693, 11953, 11965, 11968, 11969, 11975, 12020, 12025, 12034, 12041, 4045, 4677, 4684, 4686, 4701, 5997, 5998, 5999, 6319, 6334, 6338, 6343, 6813, 7079, 7132, 8491, 8883, 8946, 8948, 8959, 8969, 8970, 8971, 8972, 8973, 8974, 9041, 9083, 9084, 9085, 9086, 9087, 9088, 9089, 9090, 9091, 9092, 9341, 9342, 9343, 9360, 9362, 9372, 9373, 9382, 9384, 9385, 9386, 9997, 9998; **UFPE**: \*DAM478, \*ED107, \*ED109, \*ED110, \*FA01, \*FA03, \*FA11, \*PHA761, \*PHA776, \*PHA837, \*PHA851, \*PHA857, \*PHA859, 1154, 1155, 1157, 1161, 1164, 1175, 1179, 1604, 1605, 1742, 1744, 1746, 1748, 1749, 1750, 1751, 1752, 1765, 1832, 1833, 1834, 1835, 1836, 1837,

1838, 1857, 1862, 1863, 1864, 2700, 2701, 2702, 2703, 2704, 2705, 2706, 2708, 2709, 2711, 2980, 2982, 3012, 3013, 3117, 3123, 549, 675, 676, 882; **ZUEC-MAM:** 1319, 1513, 1752.

*Sylvilagus minensis*: **CM:** 348, 483, 4909, 5150; **MBML:** 2185, 2392, 270, 271, 272, 277, 2801, 3513; **MCN-M:** 1666, 1948, 2545, 3520, 3687, 3814, 860; **MHNCI:** 2427, 3420, 3736, 4381, 4938, 4939, 4941, 5240, 5991, 7188, 7190; **MNRJ:** 10034, 10035, 10036, 10386, 10388, 13356, 1836, 1837, 1838, 1839, 1842, 1843, 1847, 1852, 22256, 24046, 24047, 24048, 24049, 24050, 24051, 24055, 24057, 24061, 24063, 24064, 24065, 24069, 24070, 24071, 24526, 24530, 24531, 28581, 28582, 28584, 28585, 28586, 28587, 28588, 28589, 28590, 28591, 34442, 34446, 36143, 3883, 3884, 38913, 4109, 41928, 43004, 4630, 4684, 4768, 4769, 4771, 4772, 4773, 4774, 4775, 4776, 4777, 4778, 50674, 5158, 5254, 5623, 5626, 5867, 71156, 73468, 73639, 79313, 79324, 79351, 79412, 79498, 79542, 79599, 82901, 83391, 83589, 83603, 84093, 84425, 84426, 85116, 87651, 89737, 89739, 89832, 89833, 89963, 90041, 91029, 91050; **MZUSP:** \*APC303, 10142, 10470, 10471, 10472, 165, 21304, 2245, 2285, 26750, 26751, 26752, 26753, 26755, 26756, 26757, 26758, 2682, 2932, 3071, 32618, 339, 3817, 3876, 3919, 5940, 6196, 6269, 6270, 797, 8036, 8214; **UFES-MAM:** 4594; **UFMG:** 83, 191, 532, 755, 926, 928, 929, 1080, 1808, 3897, 6263, 7038, 8438; **UFPB:** 923, 924, 925, 1610, 1611; **ZUEC-MAM:** 1195, 1423, 1618, 1767, 1786.

*Cerdocyon thous*: **CM:** 362, 401, 402, 403, 404, 700, 1085, 3034, 4064, 4065, 4102, 4414, 4954, 4955; **MBML:** 156, 1824, 1831, 1833, 1847, 1849, 1860, 1874, 1961, 2013, 2014, 2033, 2344, 2349, 2603, 2764, 302, 303, 315, 3527, 3884; **MCN-M:** 1877, 1878, 1879, 1880, 1888, 1917, 2362, 2528, 3388, 3688, 3693, 3744, 3808, 3812, 3820, 3822, 3866, 3873, 3875; **MCN-MZ:** 107, 110, 113, 114, 115; **MHNCI:** 1077, 1293, 131, 132, 133, 1708, 1713, 1714, 1715, 1717, 232, 233, 234, 252, 253, 2665, 2684, 2723, 2734, 307, 308, 309, 310, 3400, 3401, 3728, 3783, 3850, 3922, 3923, 3925, 3941, 3944, 3945, 3947, 3948, 3949, 3950, 4012, 4382, 489, 4945, 4947, 5235, 5236, 5237, 5238, 54, 5706, 5707, 5796, 6184, 6185, 6190, 7010, 7012; **MNRJ:** 10993, 11205, 1364, 1389, 25005, 25577, 25579, 25581, 25583, 25586, 25587, 25588, 25589, 25590, 25591, 25597, 25599, 25600, 25602, 25607, 25608, 25683, 29061, 29062, 3036, 3038, 30584, 30586, 31383, 32370, 32371, 36423, 38658, 3887, 41228, 41946, 4242, 4243, 42800, 47669, 4891, 4908, 5496, 5505, 5881, 63460, 67673, 68181, 68361, 68377, 70728, 70835, 70858, 71235, 71248, 71994, 71995, 72784, 75047, 75049, 75086, 75087, 75090, 75092, 75097, 75112, 79110, 79130, 79168, 79172, 79196, 79198, 79225, 79226, 79241, 79243, 79248, 79252, 79288, 79292, 79359, 79360, 79376, 79377, 79391, 79397, 79398, 79399, 79408, 79410, 79414, 79418, 79423, 79428, 79435, 79460, 79464, 79475, 79483, 79485, 79486, 79509, 79537, 79547, 79563, 79578, 79593, 80005, 81068, 81532, 81533, 81788, 83205, 83560, 83565, 83568, 83590, 83600, 83601, 83602, 83630, 83631, 83911, 84041, 84050, 84054, 84098, 84601, 85115, 87678, 87679, 87680, 87681, 87691, 87709, 87880, 87894, 87896, 89733, 89746, 89747, 89813, 89942, 90021, 90023, 91063; **MZUSP:** 1164, 1165, 1166, 13797, 1933, 1935, 19738, 19739, 19741, 19742, 19757, 19793, 19847, 2470, 2476, 2478, 2480, 2481, 2594, 2595, 2596, 2598, 2599, 2600, 2601, 2602, 2756, 2757, 2762, 2831, 2832, 2833, 2834, 2835, 29019, 2917, 2918, 2919, 3028, 3030, 3031, 3032, 3033, 3034, 3035, 3037, 3038, 3039, 3040,

3041, 3042, 3043, 3044, 3045, 3097, 3098, 3100, 3101, 3102, 3103, 3104, 31060, 3182, 3183, 3340, 3372, 3373, 34772, 34775, 34776, 34778, 3486, 3504, 3762, 3763, 3777, 3831, 4135, 4152, 4215, 4216, 4217, 4218, 4219, 4220, 4221, 4289, 452, 453, 463, 464, 485, 486, 487, 6314, 6315, 6636, 6640, 7028, 7149, 7151, 7348, 7483, 856, 857, 8732, 9011, 9686, 9687, 9692; **UFES-MAM:** 1223, 1513, 1523, 2865; **UFMG:** 153, 736, 826, 3992, 6256; **UFPB:** 10687, 10949, 10982, 11387, 11665, 12128, 12129, 12133, 12134, 12137, 12174, 12185, 1278, 1952, 1987, 3879, 6063, 6462, 6464, 6465, 6466, 6467, 6468, 6792, 6799, 6853, 6856, 6864, 6957, 6958, 6959, 6992, 6993, 6999, 8267, 8268, 839, 840, 841, 844, 845, 847, 850, 851, 852, 854, 8571, 8572, 8573, 8574, 8651, 8819, 8895, 8943, 9306; **UFPE:** \*DAM442, \*DAM799, \*DAM815, 1711, 1735, 1771, 1844, 1869, 1872, 1908, 1909, 1977, 1991, 2417, 764; **ZUEC-MAM:** 1191, 1225, 1279, 1281, 1345, 1346, 1500, 1616, 1625, 1689, 1744, 1783, 1909, 2179, 2182, 2305, 2379, 2380, 2387, 2472.

Os espécimes indicados com asterisco (\*) não possuíam número de tomo quando os dados foram coletados, neste caso estão listados o número de coletor.