

# Evolução direcionada e restringida em espécies de macacos do gênero *Dentus*

Estevao Vieira

22 de novembro de 2017

## Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Materiais e Métodos</b>	<b>3</b>
2.1	Dados utilizados . . . . .	3
2.2	A matriz genotípica $G$ . . . . .	3
2.3	Linhas de menor resistência evolutiva . . . . .	4
2.4	Os ancestrais . . . . .	4
2.5	A evolução $\Delta Z$ . . . . .	4
2.6	Deriva e seleção . . . . .	4
2.7	As análises . . . . .	5
<b>3</b>	<b>Resultados</b>	<b>5</b>
<b>4</b>	<b>Discussão</b>	<b>8</b>
4.1	Os componentes principais . . . . .	8
4.2	A evolução $\Delta Z$ . . . . .	9
4.3	O gradiente de seleção . . . . .	9
4.4	Correlação e modularidade . . . . .	10
4.5	Correlação entre PCs . . . . .	10
4.6	Seleção e deriva . . . . .	11
<b>5</b>	<b>Conclusão</b>	<b>11</b>
<b>6</b>	<b>Material Suplementar</b>	<b>12</b>

# 1 Introdução

A Evolução não se dá pelo aumento ou diminuição do tamanho de um caractere por uma interação fenotípica, nem pelo aumento ou diminuição da expressão de um gene em uma interação genotípica. A evolução possui uma natureza indireta, se dando pela probabilidade diferenciada de sobrevivência dos diferentes indivíduos, seus diferentes tamanhos de prole e sucesso sexual, como um processo em grande parte estocástico, sobre a frequência de determinados genes e a consequente proporção de determinados fenótipos, seja de maneira direcionada -devido à presença de uma pressão seletiva aumentando o fitness de determinados fenótipos- ou de maneira puramente estocástica, por deriva genética. Para que possa acontecer evolução em uma direção, seja por pressão ou deriva, é necessária a confirmação de duas premissas:

1. Existe variância nos dados na respectiva direção.
2. A variação no caractere que deve se modificar tem um fundo genotípico, de forma que mudanças nos fenótipo médio de uma geração ancestral se transmitem em uma mudança na mesma direção no fenótipo da geração descendente.

Da premissa 1 surge a classificação da variância como 'matéria prima' da evolução, pois quanto maior a variância em uma direção, maior a facilidade da mudança do valor médio naquela direção. Surge aí a classificação dos componentes principais dos dados -as direções de maior variância- como linhas de menor resistência evolutiva.

Da premissa 2 parte a necessidade de tratar a evolução a partir do paradigma da matriz genotípica  $G$ , de variâncias e covariâncias dos efeitos dos genes. Estudos anteriores [1] mostram que a matriz genotípica  $G$  de cada espécie pode ser substituída pela respectiva matriz fenotípica  $P$ , se elas forem similares ou proporcionais, corroborado pela literatura [2].

A evolução de fato raramente ocorre na mesma direção que a pressão seletiva, devido à restrições da covariância entre os caracteres, que deve se dar por alguma interação no substrato genético em comum responsável pelos caracteres correlacionados.

## 2 Materiais e Métodos

### 2.1 Dados utilizados

- Cinco espécies de macacos do gênero *Dentus*, cuja filogenia pode ser vista na figura abaixo

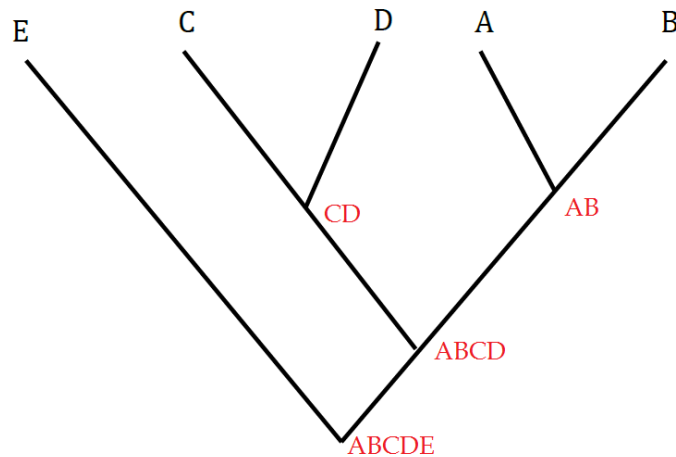


Figura 2.1: Filogenia das espécies utilizadas no presente trabalho. Em preto, as cinco espécies com dados coletados. Em vermelho, as espécies ancestrais que terão suas características estimadas a partir dos dados de seus descendentes.

- Medidas de tamanho dos quatro ossos listados abaixo, para 60 indivíduos de cada uma das espécies. ( $N_{total} = 300$  indivíduos, 1200 medidas). Os ossos 1 e 2 pertencem à membros superiores, e 3 e 4 a membros inferiores.

1. Humero
2. Ulna
3. Femur
4. Tíbia

### 2.2 A matriz genotípica $G$

Como explicado na sessão de introdução, foi utilizado  $G = P$ , na qual temos em cada elemento  $p_{ij}$  a covariância entre as medidas  $i, j = 1, 2, 3, 4$  relativas

aos quatro ossos como listados na sessão de dados.

$$G_{4,4} = P = p_{ij} = covariancia(i, j) \quad (2.1)$$

A diagonal principal da matriz contém a variância de cada medida, caracterizando a matriz como matriz de variâncias e covariâncias.

## 2.3 Linhas de menor resistência evolutiva

A matriz  $G$  foi diagonalizada em seus autovetores, ou componentes independentes (entre os quais não há correlação nos dados), ordenados pela variância. Os autovetores com maior autovalor (PC1 e PC2, os componentes principais) são as linhas de menor resistência evolutiva, pois são as direções nas quais há maior variância nos dados.

## 2.4 Os ancestrais

Para cada espécie ancestral foram estimadas as médias  $M$  de cada tamanho ósseo e as matrizes  $P$ , utilizando-se a média aritmética simples dessas mesmas características entre seus descendentes diretos (i.e.  $\mathbf{P}_{AB} = \frac{1}{2}(\mathbf{P}_A + \mathbf{P}_B)$ ,  $M_{ABCDE} = \frac{M_{ABCD} + M_E}{2}$ )

## 2.5 A evolução $\Delta Z$

O vetor  $\Delta Z$ , que aponta as diferenças entre as médias das espécies, foi calculado a partir da diferença simples entre as médias da espécie descendente com a de seu ancestral  $\Delta Z = (M_d - M_a)$

## 2.6 Deriva e seleção

Em vista das linhas de menor resistência evolutiva, a deriva genética deve agir sobre os eixos independentes de variância com magnitude exponencialmente proporcional ao peso relativo de cada eixo[1]. Desse modo, caso não haja pressão seletiva, e toda evolução seja explicada por deriva, é esperado que a dispersão das espécies descendentes A, B, C, D e E em cada eixo siga em log a proporção da dispersão dentro da espécie ancestral ABCDE. A regressão linear citada deve ser então próxima de 1 no caso da hipótese nula.

## 2.7 As análises

Todas as análises desenvolvidas no trabalho foram feitas com o auxílio de rotinas embutidas e rotinas customizadas escritas em Matlab. Detalhes relevantes das análises são apresentados na descrição das figuras.

- Foram calculadas as correlações entre as linhas de menor resistência evolutiva das diferentes espécies a partir da correlação de Pearson.
- Foi testada a hipótese nula ( $H_0$ ) de que deriva genética sozinha (sem pressão seletiva) seja suficiente para explicar as diferenças entre espécies.
- Foram reconstruídos os gradientes de seleção  $\beta$  a partir da equação  $\beta = P^{-1}\Delta Z$ .
- A modularidade foi discutida a partir da evolução temporal das correlações entre os caracteres.
- Foi testada a hipótese nula de que deriva genética sem pressão seletiva explica toda a variância nos dados.

## 3 Resultados

Na sessão de resultados se encontram apenas as tabelas consideradas de maior relevância para a discussão - as demais tabelas se encontram na sessão de material complementar. Na Tabela 1 a seguir podem ser observadas as direções de menor resistência evolutiva de cada uma das espécies estudadas, e é interessante notar que em todos os casos o PC1 é estritamente positivo.

	Humero	Ulna	Femur	Tibia		Humero	Ulna	Femur	Tibia
<b>A</b>					<b>AB</b>				
PC1	0.465	0.338	0.538	0.616	PC1	0.451	0.462	0.511	0.568
PC2	0.580	0.581	-0.414	-0.394	PC2	0.523	0.556	-0.465	-0.449
<b>B</b>					<b>CD</b>				
PC1	0.434	0.528	0.497	0.534	PC1	0.525	0.559	0.459	0.448
PC2	0.501	0.531	-0.494	-0.473	PC2	-0.458	-0.263	0.849	-0.007
<b>C</b>					<b>ABCD</b>				
PC1	0.480	0.537	0.532	0.445	PC1	0.503	0.529	0.474	0.494
PC2	-0.637	-0.115	0.758	-0.082	PC2	-0.508	-0.445	0.621	0.398
<b>D</b>					<b>ABCDE</b>				
PC1	0.631	0.622	0.180	0.427	PC1	0.495	0.393	0.484	0.605
PC2	-0.223	-0.148	0.953	0.144	PC2	-0.607	-0.346	0.695	0.166
<b>E</b>									
PC1	0.577	0.052	0.373	0.725					
PC2	-0.620	0.276	0.728	0.098					

Tabela 1: Os dois componentes principais, ou direções de menor resistência evolutiva, de todas as espécies.

Duas espécies de mesmo ancestral possuem sempre  $\Delta Z$ s opostos, devido à metodologia utilizada no trabalho para estimativa dos ancestrais. A correlação entre os valores mostrada na tabela 2 abaixo naturalmente apresenta a mesma simetria.

	H	U	F	T
A	0.207	0.208	0.205	0.204
B	-0.354	-0.357	-0.347	-0.343
C	0.031	0.038	0.111	0.116
D	-0.034	-0.042	-0.143	-0.152
E	-0.079	-0.100	-0.047	-0.043
AB	-0.278	-0.281	-0.105	-0.104
CD	0.179	0.180	0.087	0.086
ABCD	0.068	0.083	0.043	0.040

Tabela 2: A evolução  $\Delta Z$  em proporções do tamanho médio do osso da espécie.

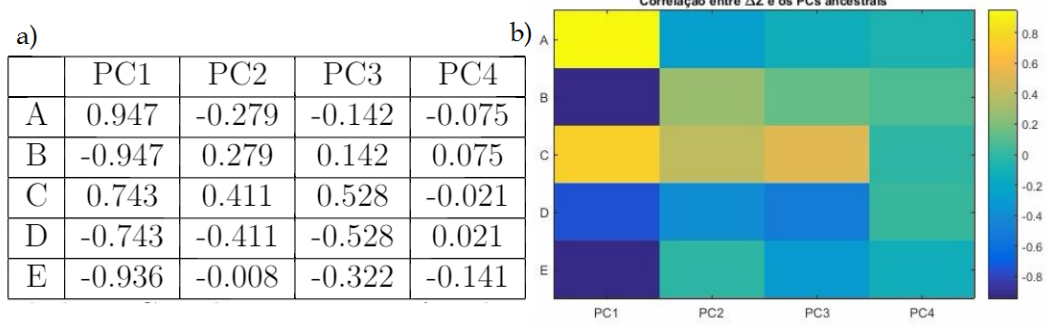


Tabela 3: Correlação entre os  $\Delta Z$  de cada espécie descendente com os componentes independentes de seus ancestrais. Em a), seus valores numéricos, e em b) sua visualização em cores.

	$\beta_A$	$\beta_B$	$\beta_C$	$\beta_D$	$\beta_E$	$\beta_{AB}$	$\beta_{CD}$	$\beta_{ABCD}$
Humero	-1.547	1.547	-1.443	1.443	0.176	1.808	-1.808	-0.176
Ulna	2.890	-2.890	-1.530	1.530	-1.523	-4.358	4.358	1.523
Fêmur	0.997	-0.997	1.684	-1.684	-0.469	-0.256	0.256	0.469
Tíbia	5.511	-5.511	5.530	-5.530	-0.692	-1.702	1.702	0.692

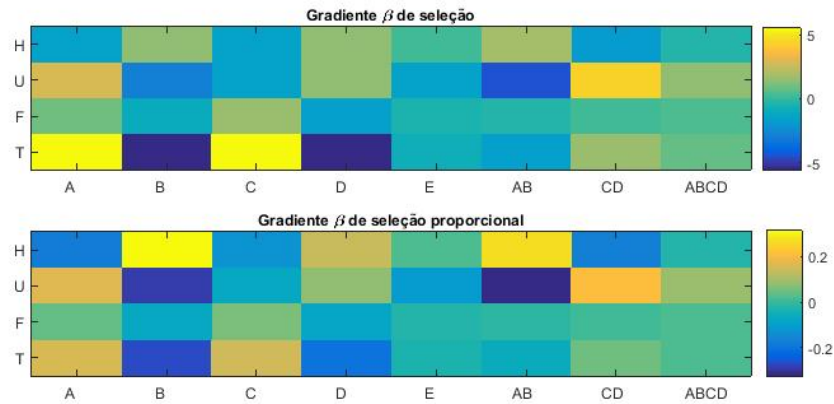


Figura 1: Acima, valores numéricos e visualização em cores do gradiente  $\beta$  de seleção em valores absolutos, e visualização em proporção do valor médio de cada osso.

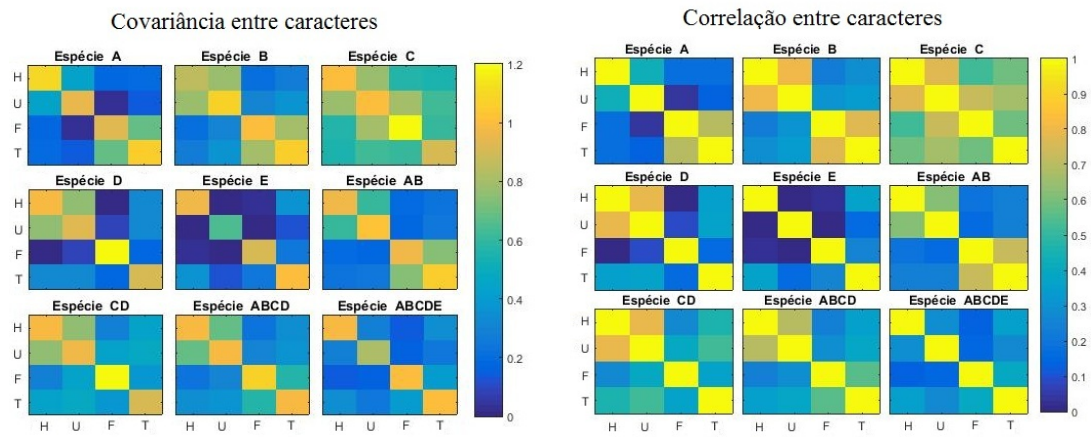


Figura 2: Covariância e correlação entre os caracteres das espécies coletadas e estimativas dos seus ancestrais.

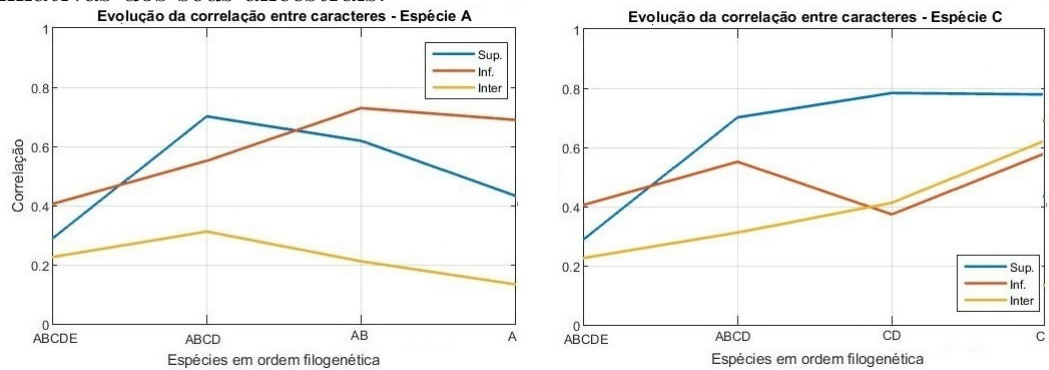


Figura 3: Correlação entre os caracteres superiores, entre os caracteres inferiores, e correlação média de caracteres superiores com caracteres inferiores.

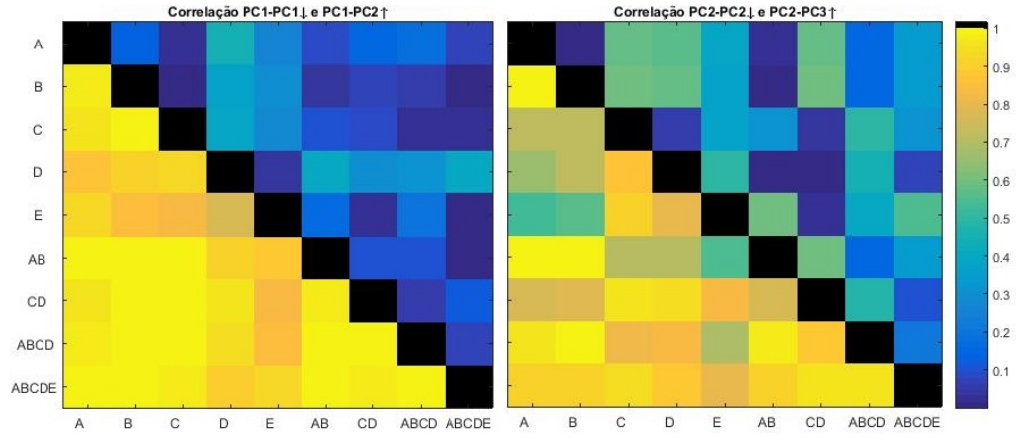


Figura 4: Abaixo da diagonal principal, temos à esquerda a correlação PC1-PC1 das espécies, e à direita PC2-PC2. Acima da diagonal principal temos as correlações PC1-PC2 e PC2-PC3.

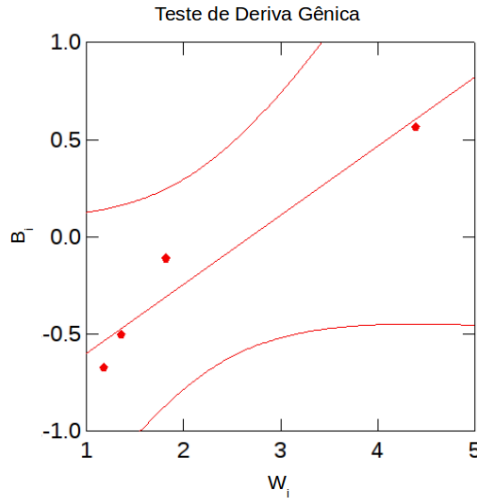


Figura 5: Fit linear dos logaritmos das variâncias intra(eixo x) e inter(eixo y) espécies.

## 4 Discussão

### 4.1 Os componentes principais

A partir da tabela 1, podemos notar que os primeiros componentes principais são sempre positivos em todas as dimensões, permitindo que os caracterizemos como tamanho.

Os segundos componentes principais têm, no geral, sinais opostos para os ossos superiores e os inferiores. Dos três casos (C, E, CD) em que isso não ocorre, a magnitude da dimensão dos ossos que fogem à regra (ulna - E,



tibia - C, CD) é muito menor que a dos que cumprem. Podemos caracterizar então o segundo componente principal como razão entre membros superiores e inferiores, e fazer um paralelo entre a porcentagem da variância explicada por esse componente e a modularidade presente na espécie. Podemos prever, por exemplo, que aquele que possuir pouca variância explicada pelo componente 2 (C - 13% tabela S.5) possuirá pouca modularidade, o que pode ser conferido na sessão de correlação.

Enquanto o primeiro componente trata do tamanho - sendo portanto gerado por uma correlação entre todos os caracteres-, e o segundo da modularidade, o terceiro e quarto componentes tratam da quebra das correlações entre caracteres intra grupo. É esperado que as espécies que possuam mais variância explicada pelos componentes 3 e 4 tenham menos correlação interna entre os caracteres superiores, e entre os caracteres inferiores. Isso de fato se demonstra na figura 2, nas espécies E e ABCDE, que possuem maior parte da variância sendo explicada em PC3 e PC4 em relação às outras espécies (vide tabela S. 5).

## 4.2 A evolução $\Delta Z$

A medida de evolução, como pode ser vista na tabela suplementar 3, apresenta sempre todos os seus componentes na mesma direção: ou de aumento, ou de diminuição, o que em si já aponta uma correlação com o PC1 - ou justamente o efeito do PC1 para a evolução como caminho de menor resistência. Temos mais informação ao olhar a tabela 2, que trata do efeito proporcional da evolução: É facilmente notável uma evolução isométrica nas espécies A e B, enquanto uma evolução de crescimento com caráter de alometria é encontrada nas demais espécies, gerando uma mudança na relação de tamanho entre os membros superiores e inferiores.

A tabela 3 demonstra a correlação alta e esperada entre a evolução e os PC1 dos ancestrais, e também uma correlação significativa com os componentes 2 e 3.

## 4.3 O gradiente de seleção

O gradiente  $\beta$  encontrado, apresentado na figura 1, aponta para uma seleção fortemente direcionada para o aumento ou diminuição da tibia, o osso com maior tamanho médio. Ao escalar proporcionalmente o gradiente de seleção, entretanto, encontramos algo diferente: a força proporcional é maior sobre os caracteres dos membros superiores, agindo no geral de maneira contrária sobre cada um dos ossos Humero e Ulna. Isso naturalmente trás à superfície indagações sobre o sentido semântico do gradiente  $\beta$ . Como a perda de

isometria nos membros superiores poderia ser benéfica à espécie? Como o  $\Delta Z$  que segue a pressão  $\beta$  nos casos *A* e *B* de seleção simétrica oposta para os ossos superiores é isométrico, assim como todos os  $\Delta Z$ s são isométricos dentro da categoria 'membros superiores'?

#### 4.4 Correlação e modularidade

Na figura 2 à direita temos uma maneira clara de notar a presença ou ausência de módulos nos caracteres sendo estudados. Sem levar em conta as limitações de analisar modularidade a partir de dados de apenas quatro caracteres, a presença de dois módulos bem formados salta aos olhos nas espécies *B* e *AB*, onde temos cores quentes indicando altas correlações intra H-U e intra F-T, e cores frias nas correlações inter grupos.

É interessante comparar a espécie *AB* citada com sua descendente *A*, que possui menos correlação no seu módulo superior, em uma evolução de correlação que pode ser conferida na figura 3. Ao lado, a espécie *C* pode ser analisada como possuindo uma grande integração entre membros superiores e inferiores, sem modularidade definida entre esses grupos, de maneira análoga à espécie *E*, que não possui modularidade pela grande independência de cada caractere em relação à todos os outros. Comparando as espécies *ABCDE* e *E*, podemos notar na figura 2 à esquerda que a variância da *Ulna* é maior na espécie *E*, unida com uma diminuição na covariância e correlação entre os demais caracteres e a *Ulna*. Isso deve significar que a diminuição da interdependência dos ossos forneceu uma liberdade adicional à *ulna* para se distribuir com maior variância.

#### 4.5 Correlação entre PCs

Observando a figura 4 é direta a afirmação de que os PC1s são muito bem correlacionados entre todas as espécies, sendo mais diferenciados nas espécies *D* e *E*, com a maior diferença sendo entre as duas citadas. Por outro lado, essas mesmas espécies são as possuidoras de maior correlação de seus PC2 com os PC1 das demais, algo esperado pelo fato de que PC1 muito bem alinhados implicam PC2 próximos a ortogonais. As correlações entre PC2 possuem uma variação muito maior que entre os PC1, sendo especialmente notáveis as relativas à espécie *E*. As correlações entre PC2 e PC3 já se tornam muito menos conservadas, percorrendo valores desde 0 até 0.7. Não é possível a partir dessas correlações contestar a hipótese nula de que deriva gênica é suficiente para explicar toda a variação dos dados.

## 4.6 Seleção e deriva

Na figura 5, temos o fit da relação entre as variâncias na espécie ABCDE, e as variâncias interespécies. No caso da hipótese nula, em que não há pressão seletiva, o fit deveria possuir um coeficiente angular de 1, indicando que a variação entre os grupos segue a variância das linhas de menor resistência. O coeficiente angular encontrado, de 2.62, indica uma seleção positiva acontecendo em sintonia com os componentes de maior variância(PC1 e PC2), ou uma seleção negativa sobre os componentes de menor variância (PC3 e PC4). Devido à baixa densidade de dados, o intervalo de confiança do coeficiente angular (entre 0.4837 e 4.757) contém o valor 1, e portanto impossibilita uma contestação embasada da hipótese nula, tornando essa análise um indicativo de presença de seleção, e não uma confirmação dessa presença.

## 5 Conclusão

As espécies estudadas de macacos do gênero *Dentus* tiveram sua evolução correlacionada em sua maior parte pela linha de menor resistência evolutiva, ou seja, evoluíram principalmente para o aumento ou diminuição do tamanho geral, apesar dos gradientes de seleção existentes, como é o caso geral das espécies estudadas na literatura[1, 2]. Essas espécies provavelmente sofreram pressão seletiva além de deriva genética, divergindo de maneira guiada pelo gradiente  $\beta$  e suas linhas de menor resistência. Enquanto algumas espécies tiveram sua modularidade fortalecida e aumentada, outras perderam essa modularidade, tanto por integração dos ossos superiores e inferiores(e.g C), quanto por geração de independência intra grupos(e.g E). A evolução para o aumento do tamanho se dá de maneira isométrica para as espécies A e B, nos respectivos aumentos e diminuição generalizada do tamanho, enquanto ocorre de maneira alométrica nas restantes, de forma a modificar a proporção entre tamanho dos membros superiores e inferiores, em razão que vai desde 1.8 até 3.8, no sentido de aumentar o tamanho relativo dos inferiores em C e D, e dos superiores no restante.

## 6 Material Suplementar

Espécie	Humero	Ulna	Femur	Tíbia
A	8,45	17,04	25,58	34,04
B	4,95	9,95	15,11	20,18
C	10,76	21,92	27,70	37,04
D	10,09	20,23	21,55	28,41
E	7,40	14,41	20,55	27,53
AB	6,70	13,50	20,35	27,11
CD	10,43	21,08	24,62	32,73
ABCD	8,56	17,29	22,49	29,92
ABCDE	7,98	15,85	21,52	28,72

Tabela S. 1: Médias das medidas de cada espécie, incluindo as estimativas das médias das espécies ancestrais

Espécie	Humero	Ulna	Femur	Tíbia
A	0.124	0.057	0.038	0.030
B	0.187	0.105	0.066	0.051
C	0.093	0.046	0.039	0.026
D	0.098	0.048	0.051	0.034
E	0.133	0.056	0.046	0.036

Tabela S. 2: Coeficientes de variação para as medidas dos ossos de cada espécie.

	H	U	F	T
A	1.750	3.547	5.236	6.930
B	-1.750	-3.547	-5.236	-6.930
C	0.339	0.841	3.078	4.314
D	-0.339	-0.841	-3.078	-4.314
E	-0.583	-1.439	-0.966	-1.195
AB	-1.863	-3.790	-2.138	-2.808
CD	1.863	3.790	2.138	2.808
ABCD	0.583	1.439	0.966	1.195

Tabela S. 3: A evolução  $\Delta Z$

	Humero	Ulna	Femur	Tibia		Humero	Ulna	Femur	Tibia
A					AB				
Humero	<b>1.089</b>	0.441	0.173	0.197	Humero	<b>0.973</b>	0.609	0.195	0.236
Ulna	0.433	<b>0.953</b>	0.037	0.138	Ulna	0.619	<b>1.020</b>	0.177	0.248
Femur	0.173	0.040	<b>0.921</b>	0.679	Femur	0.203	0.172	<b>0.963</b>	0.738
Tibia	0.184	0.137	0.690	<b>1.053</b>	Tibia	0.236	0.235	0.729	<b>1.061</b>
B					CD				
Humero	<b>0.856</b>	0.776	0.216	0.275	Humero	<b>0.990</b>	0.767	0.289	0.444
Ulna	0.804	<b>1.086</b>	0.317	0.358	Ulna	0.784	<b>0.967</b>	0.438	0.487
Femur	0.233	0.304	<b>1.004</b>	0.796	Femur	0.266	0.402	<b>1.194</b>	0.390
Tibia	0.288	0.332	0.769	<b>1.068</b>	Tibia	0.467	0.516	0.373	<b>0.912</b>
C					ABCD				
Humero	<b>0.995</b>	0.776	0.563	0.558	Humero	<b>0.981</b>	0.688	0.242	0.340
Ulna	0.779	<b>0.998</b>	0.790	0.637	Ulna	0.701	<b>0.994</b>	0.308	0.367
Femur	0.516	0.724	<b>1.193</b>	0.606	Femur	0.234	0.287	<b>1.078</b>	0.564
Tibia	0.586	0.667	0.581	<b>0.912</b>	Tibia	0.351	0.375	0.551	<b>0.986</b>
D					ABCDE				
Humero	<b>0.986</b>	0.758	0.016	0.329	Humero	<b>0.976</b>	0.296	0.132	0.350
Ulna	0.789	<b>0.937</b>	0.085	0.336	Ulna	0.290	<b>0.817</b>	0.159	0.248
Femur	0.015	0.081	<b>1.195</b>	0.174	Femur	0.128	0.150	<b>0.995</b>	0.406
Tibia	0.347	0.364	0.166	<b>0.912</b>	Tibia	0.358	0.267	0.406	<b>0.995</b>
E									
Humero	<b>0.970</b>	-0.096	0.021	0.361					
Ulna	-0.122	<b>0.641</b>	0.010	0.128					
Femur	0.022	0.014	<b>0.911</b>	0.249					
Tibia	0.366	0.159	0.260	<b>1.004</b>					

Tabela S. 3: Abaixo das diagonais principais as covariâncias entre os caracteres, acima as correlações, e nas diagonais as variâncias.

	H	U	F	T		H	U	F	T
A					AB				
PC1	0.465	0.338	0.538	0.616	PC1	0.451	0.462	0.511	0.568
PC2	0.580	0.581	-0.414	-0.394	PC2	0.523	0.556	-0.465	-0.449
PC3	-0.665	0.725	-0.070	0.165	PC3	0.721	-0.683	0.076	-0.085
PC4	-0.078	0.149	0.731	-0.662	PC4	-0.059	0.104	0.719	-0.685
B					CD				
PC1	0.434	0.528	0.497	0.534	PC1	0.525	0.559	0.459	0.448
PC2	0.501	0.531	-0.494	-0.473	PC2	-0.458	-0.263	0.849	-0.007
PC3	-0.158	0.177	0.687	-0.686	PC3	-0.290	-0.256	-0.228	0.893
PC4	0.732	-0.639	0.191	-0.142	PC4	-0.656	0.744	-0.124	-0.031
C					ABCD				
PC1	0.480	0.537	0.532	0.445	PC1	0.503	0.529	0.474	0.494
PC2	-0.637	-0.115	0.758	-0.082	PC2	-0.508	-0.445	0.621	0.398
PC3	-0.333	-0.224	-0.218	0.889	PC3	-0.019	-0.150	-0.617	0.772
PC4	-0.503	0.806	-0.307	-0.061	PC4	-0.699	0.707	-0.094	0.045
D					ABCDE				
PC1	0.631	0.622	0.180	0.427	PC1	0.495	0.393	0.484	0.605
PC2	-0.223	-0.148	0.953	0.144	PC2	-0.607	-0.346	0.695	0.166
PC3	-0.273	-0.266	-0.240	0.893	PC3	-0.379	0.832	0.171	-0.367
PC4	-0.691	0.721	-0.049	-0.010	PC4	-0.492	0.182	-0.503	0.687
E					Tabela S. 4: Todos os componentes independentes das matrizes das espécies.				
PC1	0.577	0.052	0.373	0.725					
PC2	-0.620	0.276	0.728	0.098					
PC3	-0.204	0.751	-0.508	0.370					
PC4	0.492	0.598	0.269	-0.573					

	A	B	C	D	E	AB	CD	ABCD	ABCDE
PC1	46.6%	59.4%	73.3%	48.7%	40.5%	52.7%	60.0%	56.1%	46.7%
PC2	31.7%	30.0%	13.1%	29.9%	26.4%	31.0%	22.1%	25.3%	23.7%
PC3	14.4%	6.0%	9.6%	16.5%	20.5%	9.7%	13.0%	11.3%	16.0%
PC4	7.4%	4.5%	4.0%	5.0%	12.6%	6.7%	4.8%	7.3%	13.5%

Tabela S. 5: A parcela da variância explicada por cada componente.

## Referências

- [1] Marroig G, Cheverud JM, Did Natural Selection or Genetic Drift Produce the Cranial Diversification of Neotropical Monkeys?, *The American Naturalist*, Vol. 163, No. 3 (March 2004), pp. 417-428
- [2] Porto A, Oliveira FB, Shirai LT, Conto V, Marroig G, The Evolution of Modularity in the Mammalian Skull I: Morphological Integration Patterns and Magnitudes, *Evol Biol* (2009) 36:118–135
- [3] R. L. BERG, THE ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF CORRELATION PLEIADES, Leningrad State University, Leningrad, USSR