

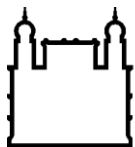
MINISTÉRIO DA SAÚDE  
FUNDAÇÃO OSWALDO CRUZ  
INSTITUTO OSWALDO CRUZ

Doutorado no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde

**RELAÇÕES ENTRE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA PÓS-  
CRANIANA E FILOGENIA DE ROEDORES EQUIMIÍDEOS  
(RODENTIA: HYSTRICOGNATHI: ECHIMYIDAE)**

JEIEL GABRIR CARVALHAES

Rio de Janeiro  
Junho de 2022



Ministério da Saúde

**FIOCRUZ**  
**Fundação Oswaldo Cruz**

**INSTITUTO OSWALDO CRUZ**  
**Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde**

*Jeiel Gabrir Carvalhaes*

**RELAÇÕES ENTRE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA PÓS-CRANIANA E  
FILOGENIA DE ROEDORES EQUIMÍDEOS (RODENTIA: HYSTRICOGNATHI:  
ECHIMYIDAE).**

Tese apresentada ao Instituto Oswaldo Cruz como  
parte dos requisitos para obtenção do título de  
Doutor em Biodiversidade e Saúde

**Orientador (es):** Prof. Dr. Paulo Sérgio D'Andrea  
Prof. Dr. Roberto do Val Vilela

**RIO DE JANEIRO**

Junho de 2022

Gabrir Carvalhaes, Jeiel.

RELAÇÕES ENTRE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA PÓS-CRANIANA E  
FILOGENIA DE ROEDORES EQUIMIÍDEOS (RODENTIA: HYSTRICOGNATHI:  
ECHIMYIDAE) / Jeiel Gabrir Carvalhaes. - Rio de Janeiro, 2022.  
199 f.; il.

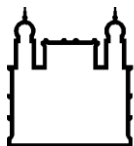
Tese (Doutorado) - Instituto Oswaldo Cruz, Pós-Graduação em  
Biodiversidade e Saúde, 2022.

Orientador: Paulo Sérgio D'Andrea.

Co-orientador: Roberto do Val Vilela.

Bibliografia: Inclui Bibliografias.

1. Caviomorpha. 2. Ecomorfologia. 3. Morfologia pós-craniana. 4.  
Locomoção. 5. Escápula e úmero. I. Título.



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## **INSTITUTO OSWALDO CRUZ**

**Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde**

***AUTOR: JEIEL GABRIR CARVALHAES***

***RELAÇÕES ENTRE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA PÓS-CRANIANA E  
FILOGENIA DE ROEDORES EQUIMÍDEOS (RODENTIA: HYSTRICOGNATHI:  
ECHIMYIDAE).***

**ORIENTADORES: Prof. Dr. Paulo Sérgio D'Andrea  
Prof. Dr. Roberto do Val Vilela**

**Aprovada em: 24/09/2022**

**EXAMINADORES:**

**Prof. Dr. Ricardo Moratelli Mendonça da Rocha (Fiocruz/RJ) - Presidente /  
Revisor  
Prof. Dr. Rui Cerqueira Silva (UFRJ)  
Prof. Dr. Ricardo Tadeu Santori (UERJ)  
Prof. Dr. Yuri Luiz Reis Leite (UFES)  
Prof. Dr. Cleber Galvão Ferreira (Fiocruz/RJ)**

Rio de Janeiro, Junho de 2022



Dedico este trabalho ao meu filho Miguel, aos meus pais Samuel e Ana Maria, as minhas irmãs Miriam e Cláudia e a minha esposa Mychella Leylanny que foram meu porto seguro me proporcionando todo entusiasmo e apoio na realização deste sonho.

## AGRADECIMENTOS

A Deus, que nunca me deixou desamparado, sempre me ofertou ricas oportunidades e esteve presente em cada uma de minhas conquistas e agora, me possibilitando mais esta.

Ao meu pai Samuel e minha mãe Ana Maria que, se hoje realizo a concretização desta Tese, isto devo a cada gota de suor derramado no incomensurável esforço na criação de seus filhos. Sempre os amarei e serei eternamente grato por tudo.

Ao meu filho Miguel, o Miguelzinho que sempre esteve presente em meus pensamentos em cada linha escrita nesta Tese atuando como minha inspiração a prosseguir. Papai te ama meu filho!!!

À Mychella, minha querida esposa, companheira, amiga, auxiliadora e a detentora de meu coração. A pessoa que não mede nenhum esforço em me ajudar a realizar as tarefas mais árduas fazendo com que as mesmas sempre se tornem bem simples e por isso imprescindível a essa Tese. Te amo meu amor!!!

Aos meus sogros que também são meus pais, Djalma e Francileuda, serei eternamente grato pelo amor, a acolhida, os conselhos, a paciência e toda rica vivência ao lado de vocês. Amo vocês!!!

As minhas queridas irmãs Cláudia e Miriam pelo carinho, torcida, orações e os ótimos conselhos sempre necessários.

Ao meu amigo Sr. Graldo, in memoriam, que fez parte da minha adolescência e principalmente da minha vocação científica. Transcrevo estas linhas com muito saudosismo e pesar. Certamente estaria em minha defesa como esteve na defesa do meu Mestrado mas que muito infelizmente se foi. Deixei este pedacinho em meus agradecimentos para dizer o quanto você foi marcante em minha vida e que sempre estará em meu coração.

Ao meu orientador e amigo Prof. Dr. Paulo Sérgio D'Andrea, pela motivação, pelos ótimos ensinamentos e conversas no laboratório, no biotério, na copa ou nos mais distantes rincões deste Brasilzão. Muito obrigado ainda pelo imprescindível suporte e apoio que colaboraram para concretização desta Tese. Ainda que você deteste ser chamado de chefe, bem, saiba que tive muito orgulho de te chamar de chefe, professor e também Doutor. Jamais me esquecerei da mão que você me estendeu. Muito obrigado chefe!!!

Ao meu coorientador Dr. Roberto do Val Vilela, por todo rico ensinamento, sempre pronto a tirar minhas dúvidas com uma enorme paciência e dedicação. Sinto muita falta de nossas conversas durante o café da manhã. Muito obrigado pela amizade construída. Espero que possamos viajar mais vezes e possamos percorrer algumas trilhas e finalmente porque não uma escalada.

Ao meu grande amigo Dr. Juberlan Silva Garcia, amigo que acompanhou bem de perto minha trajetória científica desde o meu início na Fiocruz. Muito obrigado pela atenção e a nossa grandiosa amizade construída. Sinto muito a falta de nossas conversas e seus conselhos para a minha vida científica e pessoal, dos inúmeros experimentos e de nossos almoços na favela, na CADEG, no ASFOC, enfim, de tudo que você fez parte em minha vida. Um abraço, meu amigo!!!

Ao amigo e irmão mais velho Bernardo, ou simplesmente Bê!!! Me prometa Bê que você nunca deixará de ser essa pessoa maravilhosa que você é. Nunca perca essa sua cativante essência!!! Só cheguei até aqui porque você lá no início não me deixou só. Sempre a todo custo procuro não negar nenhum pedido seu com a esperança de retribuir tudo o que você já fez por mim.

Ao meu grande colaborador e colega William Corrêa Tavares, agradeço por ter me ensinado e compartilhado um pouco do seu vasto conhecimento científico. Sem sua dedicação, colaboração e correções certamente nosso artigo não seria possível.

A meu grande amigo Sócrates mais conhecido como Neto, por maior que você seja, você mora em meu coração e jamais me esquecerei de tudo que vivenciamos desde os perrengues até os momentos em que conseguíamos finalmente descansar quer fosse no laboratório ou no campo!!! Te conheci desde o primeiro dia em que cheguei a Fiocruz e lá se vão mais de 15 anos de amizade. Lá se vão infindáveis conversas e discussões. Onde quer que seu pai esteja ele certamente está muito feliz com nossas realizações. Grande abraço!!!

Ao meu amigo André também conhecido como Dagaita. Obrigado pela amizade e a tudo que compartilhamos, desde os experimentos até o blues. Siga pisando forte meu nobre e muito blues e rock na veia!!!

Ao Prof. Dr. Arnaldo Maldonado Júnior, pelo ensino e por cada cobrança pois me fizeram crescer muito profissionalmente. Acredite professor, ao reconhecer meu potencial, você foi a pessoa que mais me deu confiança quando me fez acreditar que eu já havia ingressado no Doutorado mesmo antes de ter passado. Muito obrigado por tudo!!!

Aos infindáveis alunos que conheci e tive o imenso prazer de desfrutar de muitas risadas, aventuras, experimentos, taxidermias, lanches, cafés... muito obrigado pela amizade construída. Muitos já não estão mais no laboratório porque já terminaram até mesmo o pós-doc, outros estão concursados, e alguns decidiram trilhar outros caminhos e.... por aí vai. Bem, de 2015 para cá quero agradecer Camila, Michele, Thiago, Jonathan, Fernando, Márcio, Arina, Beatriz, Yuri, Alessandra, Fernanda, Matheus, Joyce, Raquel, Felipe, Ana Paula, Tainá, Gustavo e tantos outros aos quais peço desculpas por não citar.

À Doutora Daniela Dias por me ajudar a acessar os equimídeos da coleção do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (LABPMR) da qual é responsável e exerce um excelente serviço. Torço para que tenhamos a oportunidade de mais um café.

Aos Drs. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto e João Alves de Oliveira por me permitirem acessar os exemplares das coleções mastozoológicas das quais são os curadores responsáveis, na Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e no Museu Nacional (MN) respectivamente. E ainda as Doutoradas Juliana Gualda de Barros que me ajudou no acesso aos exemplares do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e a Doutora Alexandra M. R. Bezerra que também me ajudou no acesso aos exemplares de equimídeos do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG).

Aos colegas e funcionários da COGIC dos setores de transporte, segurança e limpeza da Fundação Oswaldo Cruz, meu sincero agradecimento pela atenção, dedicação e disponibilidade de ajudar sempre.

A você Luciana, uma secretária de pós-graduação sempre muito solícita e que se tornou para mim uma amiga e que, com muito bom humor e uma incrível paciência me ajudou muito pois sei que dei igualmente, muito trabalho.

À Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ, RJ), através do Instituto Oswaldo Cruz (IOC), pela estrutura e condições para o desenvolvimento desta Tese, além do apoio com financiamentos e infraestrutura, e pela contribuição na minha formação. Ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Saúde, pelo apoio, contribuição e financiamento para minha formação profissional e a CAPES (Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelo financiamento da minha bolsa de doutorado sem a qual este trabalho não seria possível.

Deixo aqui meus mais sinceros agradecimentos a todos aqueles que de alguma forma me ajudaram a chegar até aqui e infelizmente não os mencionei. Peço desculpas pelo esquecimento e deixo aqui meu obrigado a todos.

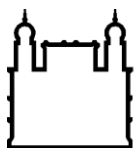
*“Graças te dou, ó Senhor e criador, pois me alegraste com tua criação quando fui arrebatado pelas obras das tuas mãos. Eis aqui terminada uma obra do meu chamado, feita com toda a força intelectual que tu me deste. Tenho declarado o louvor de tuas obras a homens que lerão essas evidências até onde o meu espírito finito pode compreendê-las em sua infinitude [...] Fui eu seduzido pela presunção, ao contemplar a admirável beleza das tuas obras? Ou tenho eu buscado minha própria glória entre os homens na construção de uma obra que foi destinada a honra só tua? Então, ó Senhor, graciosa e misericordiosamente, perdoa-me, e concede-me este favor, que esta obra jamais seja injuriada, mas possa servir a tua glória e ao bem das almas.”*

*Johannes Kepler*

*“A Geometria existiu antes da criação...  
ela forneceu a Deus um modelo de criação... A  
geometria é Deus.”*

*“A Geometria existe por toda a parte. É  
preciso, porém, olhos para vê-la, inteligência  
para compreendê-la e alma para admirá-la.”*

*Johannes Kepler*



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## INSTITUTO OSWALDO CRUZ

### RELAÇÕES ENTRE MORFOMETRIA GEOMÉTRICA PÓS-CRANIANA E FILOGENIAS DE ROEDORES EQUIMIÍDEOS (RODENTIA: HYSTRICOGNATHI: ECHIMYIDAE)

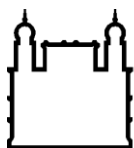
#### RESUMO

#### TESE DE DOUTORADO EM BIODIVERSIDADE E SAÚDE

#### JEIEL GABRIR CARVALHAES

Os roedores constituem a ordem mais rica em espécies de mamíferos. Na América do Sul, dentre os roedores caviomorfos, a família Echimyidae possui uma história taxonômica confusa e apesar de várias revisões, ainda permanecem lacunas de estudos sistemáticos para esta família que é compreendida pelos ratos-de-espinho, as hutias e o coypu. Esta família destaca-se por possuir um elevado número de espécies (ca. 100 spp.), larga variação na massa corporal e, ainda, uma grande diversidade de hábitos locomotores, os quais incluem espécies arborícolas, escansoriais, semi-aquáticas, semifossoriais e terrestres. Assim, a função esquelética dos roedores equimiídeos juntamente com a sua organização filogenética, fornecem um modelo de estudo promissor e de particular interesse para a compreensão de como fatores alométricos, ecológicos e filogenéticos afetam a evolução do esqueleto pós-craniano. Assim, o objetivo principal desta tese foi analisar a influência destes três fatores sobre a diferença da forma e do tamanho na morfologia pós-craniana em um contexto filogenético, possibilitando a compreensão da evolução e da divergência nas características morfológicas e ecológicas. Para a realização destas análises, fotografamos 186 escápulas e 181 úmeros de 38 espécies de 15 gêneros equimiídeos (ca. 37% e 54% respectivamente do total de equimiídeos). Posteriormente, para a resolução deste problema, utilizamos a morfometria geométrica, uma ferramenta de baixo custo e precisa para identificação de sutis diferenças morfológicas digitalizando 31 marcos anatômicos bidimensionais (2D) para a escápula (14 *landmarks* e 17 *semilandmarks*) enquanto para o úmero, foram utilizados 23 marcos (19 *landmarks* e 4 *semilandmarks*). A partir das coordenadas destes pontos, foi possível eliminar o efeito do tamanho das espécies possibilitando testarmos as diferenças de forma entre os grupos filogenéticos e os hábitos locomotores. A variação morfológica da escápula e do úmero mostraram uma baixa correlação com a massa e o tamanho corporal evidenciando um efeito alométrico pequeno ou desprezível. Os resultados demonstraram ainda um sinal filogenético significativo, mas baixo, para ambas as estruturas. A variação morfológica da escápula foi extensamente estruturada pela filogenia dos equimiídeos podendo tornar-se um relevante marcador taxonômico e filogenético em estudos futuros. Por outro lado, a variação morfológica do úmero foi estruturada pelos hábitos locomotores tornando-se útil para áreas de estudo como a paleontologia que buscam reconstruir hábitos locomotores sobre uma perspectiva ecomorfológica. Assim, estes resultados sugerem que estruturas pós-cranianas como escápula e úmero foram moldadas por restrições e adaptações evolutivas e por estarem envolvidas com a locomoção, estas estruturas são bem adequadas para os estudos ecomorfológicos por integrarem uma parte essencial da diversificação ecomorfológica e filogenética. Embora existam vários trabalhos com a escápula e o úmero de caviomorfos utilizando abordagens morfológicas e morfofuncionais, este é o primeiro estudo morfométrico a abordar uma ampla diversidade de gêneros equimiídeos utilizando a escápula e o úmero. Este trabalho fornece uma visão sobre a função e a evolução do sistema esquelético dos equimiídeos sugerindo ainda que a diversidade dos membros anteriores seja uma parte essencial da diversificação ecomorfológica e filogenética desta família de roedores.

Palavras chave: Caviomorpha, ecomorfologia, locomoção, morfometria geométrica.



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## **INSTITUTO OSWALDO CRUZ**

### **RELATIONSHIPS BETWEEN POST-CRANIAL GEOMETRIC MORPHOMETRY AND PHYLOGENY OF ECHIMYIDS RODENTS (RODENTIA: HYSTRICOGNATHI: ECHIMYIDAE)**

#### **ABSTRACT**

#### **PHD THESIS IN BIODIVERSITY AND HEALTH**

#### **JEIEL GABRIR CARVALHAES**

Rodents constitute the richest order of mammal species. In South America, among the caviomorph rodents, the Echimyidae family has a confusing taxonomic history and, despite several revisions, there are still gaps in systematic studies for this family, which is comprised of the spiny rats, the hutias and the coypu. This family stands out for having a high number of species (ca. 100 spp.), wide variation in body mass and, also, a great diversity of locomotor habits, which include arboreal, scansorial, semi-aquatic, semifossorial and terrestrial. Thus, the skeletal function of echimyid rodents, together with their phylogenetic organization, provide a promising study model of particular interest for understanding how allometric, ecological and phylogenetic factors affect the evolution of the postcranial skeleton. Thus, the main objective of this thesis was to analyze the influence of these three factors on the difference in shape and size in postcranial morphology in a phylogenetic context, enabling the understanding of evolution and divergence in morphological and ecological characteristics. To carry out these analyses, we photographed 194 scapulae and 189 humeri from 38 species of 15 echimyid genera (ca. 37% and 54%, respectively, of the total number of echimyids). Subsequently, to solve this problem, we used geometric morphometry, a low-cost and accurate tool for identifying subtle morphological differences by digitizing 31 two-dimensional (2D) anatomical landmarks for the scapula (14 landmarks and 17 semilandmarks) while for the humerus, 23 landmarks (19 landmarks and 4 semilandmarks) were used. From the coordinates of these points, it was possible to eliminate the effect of species size, allowing us to test the differences in shape between phylogenetic groups and locomotor habits. Morphological variation of the scapula and humerus showed a low correlation with body mass and size, evidencing a small or negligible allometric effect. The results also showed a significant, but low, phylogenetic signal for both structures. The morphological variation of the scapula was extensively structured by the phylogeny of the echimyids and could become a relevant taxonomic and phylogenetic marker in future studies. On the other hand, the morphological variation of the humerus was structured by locomotor habits, making it useful for areas of study such as paleontology that seek to reconstruct locomotor habits from an ecomorphological perspective. Thus, these results suggest that postcranial structures such as the scapula and humerus were shaped by evolutionary constraints and adaptations and because they are involved with locomotion, these structures are well suited for ecomorphological studies as they are an essential part of ecomorphological and phylogenetic diversification. Although there are several works with the scapula and humerus of caviomorphs using morphological and morphofunctional approaches, this is the first morphometric study to address a wide diversity of echimyid genera using the scapula and humerus. This work provides insight into the function and evolution of the echimyid skeletal system, further suggesting that forelimb diversity is an essential part of the ecomorphological and phylogenetic diversification of this rodent family.

Keywords: Caviomorpha, ecomorphology, locomotion, geometric morphometry, rodents.



# ÍNDICE

RESUMO	XI
ABSTRACT	XXIII
<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>1</b>
1.1 A subordem Hystricomorpha.....	1
1.2 Os roedores caviomorfos.....	3
1.3 A Família Echimyidae.....	6
1.4 Ecomorfologia: ambiente e forma.....	8
1.5 A relação entre o crânio com fatores ambientais e as suas adaptações e variações.....	10
1.6 Os distintos hábitos locomotores e a ocupação dos ambientes.....	12
1.6.1 Terrestres ou cursoriais.....	13
1.6.2 Arborícolas e escansoriais.....	16
1.6.3 Semifossoriais e fossoriais.....	18
1.6.4 Semiaquáticos.....	21
1.7 A relação ente a escápula e o úmero dos mamíferos e os fatores ambientais.....	22
1.7.1 A escápula.....	22
1.7.2 O úmero.....	25
1.8 A morfometria geométrica e sua aplicação.....	29
<b>2 JUSTIFICATIVA</b>	<b>32</b>
<b>3 OBJETIVOS.....</b>	<b>33</b>
3.1 Objetivo principal.....	33
3.2 Objetivos Específicos.....	33
<b>CAPÍTULO 1 - FATORES FILOGENÉTICOS, ALOMÉTRICOS E ECOLÓGICOS QUE AFETAM A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NA ESCÁPULA E NO ÚMERO DE RATOS DE ESPINHOS (RODENTIA: ECHIMYIDAE).....</b>	<b>34</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>35</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>39</b>
Espécimes e táxons analisados.....	39
Obtenção de dados morfométricos.....	41
Análises comparativas filogeneticamente informadas.....	44
<b>RESULTADOS</b>	<b>46</b>
Correlações entre massa corporal, tamanho e forma da escápula e do úmero.....	46
Variação na forma da escápula.....	46
Variação na forma do úmero.....	50
<b>DISCUSSÃO</b>	<b>53</b>
Efeitos alométricos na forma da escápula e do úmero.....	53
Efeitos filogenéticos na morfologia escapular e umeral.....	55
Efeitos ecológicos sobre a morfologia do úmero.....	61

<b>CONCLUSÃO</b> .....	<b>66</b>
<b>APÊNDICE 1</b> - Recurso Online 1 - Lista dos espécimes examinados.....	<b>67</b>
<b>APÊNDICE 2</b> - Recurso Online 6 - Valores dos PCs resultantes do Brock Stick Model.....	<b>70</b>
<b>APÊNDICE 3</b> - Recurso Online 7 - A distribuição dos taxons no morfoespaço formado pelo pPC3 and pPC4.....	<b>71</b>
<b>4 DISCUSSÃO GERAL</b> .....	<b>72</b>
4.1 Os hábitos locomotores e os efeitos ecomorfológicos.....	<b>72</b>
4.2 Efeitos alométricos na morfologia da escápula e do úmero.....	<b>77</b>
4.3 Efeitos filogenéticos na morfologia da escápula e do úmero.....	<b>78</b>
4.4 A morfologia da escápula e do úmero dos equimiídeos terrestres.....	<b>81</b>
4.5 A morfologia da escapula e do úmero dos equimiídeos semifossoriais.....	<b>82</b>
4.6 A morfologia da escapula e do úmero do equimiídeo semiaquático.....	<b>84</b>
4.7 A morfologia da escapula e do úmero dos equimiídeos arborícolas.....	<b>85</b>
<b>5 CONCLUSÕES GERAIS</b> .....	<b>90</b>
<b>6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>92</b>
<b>7 ANEXOS</b> .....	<b>134</b>

# ÍNDICE DE FIGURAS

## INTRODUÇÃO GERAL

**FIGURA 1:** As formas mandibulares definidas por Tullberg (1899) na região ventral. A, mandíbula sciurognata; B, mandíbula histricognata. O processo angular está colorido em vermelho (Hautier *et al.*, 2011).....**2**

**FIGURA 2:** Mapa de densidade de espécies de caviomorfos com base em ocorrências nas células da grade de 1° por 1° (ca. 111 km x 111 km; Ojeda *et al.*, 2015).....**3**

**FIGURA 3:** Principais eventos biogeográficos da fauna de roedores sul-americanos. AS, América do Sul; AN, América do Norte, Kerber (2017).....**4**

**FIGURA 4:** Representação esquemática dos maiores roedores caviomorfos: *Josephoartigasia monesi* (extinto); *Hydrochoerus hydrochaeris* e *Dinomys branickii* (existentes) em relação a um ser humano. Modificado de <https://prehistoric-fauna.com/Josephoartigasia-monesi>.....**5**

**FIGURA 5:** O funil representa o potencial de variação no sistema em diferentes níveis do sistema. O número de variantes genéticas excede em muito o número de caminhos, que por sua vez alimentam um conjunto mais limitado de processos de desenvolvimento. Esses processos variam e interagem para produzir variação nos resultados fenotípicos. Modificado de Hallgrímsson & Lieberman (2008) e Gonzalez *et al.* (2011).....**11**

**FIGURA 6:** Representação esquemática da localização de fixação dos músculos Espinodeltoide, Acromiodeltoide e Clavodeltoide na tuberosidade deltoide do úmero. Modificado de Rabey *et al.* (2014).....**20**

**FIGURA 7:** Escápula de um rato do banhado, *Myocastor coypus* (MZUSP 32323).....**23**

**FIGURA 8:** Úmero de um rato do bambu, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19886).....**26**

**FIGURA 9:** Cargas musculares habituais relacionadas à curvatura ulnar e umeral. (A) Curvaturas típicas da ulna em espécies terrestres e arbóreas. (B) Curvaturas típicas do úmero em espécies terrestres e arbóreas. Em cada caso, os músculos propostos para serem habitualmente ativos são indicados: Tri, tríceps; Bra, braquial; Ret, afastadores de membros anteriores; Tri-H, cabeças do tríceps umeral; CD, flexores e extensores carpais e digitais (o comprimento das setas não tem significado; Henderson *et al.*, 2017).....**27**

## CAPÍTULO 1

**FIGURA 1:** Árvore filogenética e lista de espécies usadas como estrutura para análise comparativa, destacando principais clados e hábitos locomotores arbóreo (verde), escansorial (laranja), semiaquático (azul), semifossorial (marrom), e terrestre (vermelho). Adaptado de Álvarez *et al.*, (2017).....**40**

**FIGURA 2:** Estruturas anatômicas utilizadas neste trabalho: escápula e vista anterior do úmero mostrando a localização dos pontos de referência nas principais características anatômicas.....**42**

**FIGURA 3:** Análise dos componentes principais filogenéticos (pPCA) das escápulas. Os *wireframes* azuis-escuros mostram mudanças na forma, enquanto os *wireframes* azuis-claros mostram a forma média. Polígonos convexos mínimos: à esquerda, a distribuição de cada hábito locomotor nos morfoespaços arbóreo (verde), escansorial (laranja), semiaquático (azul), semifossorial (cinza), terrestre (vermelho); e à direita, a distribuição no morfoespaço dos táxons Echimyini (verde), Euryzygomatomyinae (azul), Myocastorini (vermelho), Carterodontinae (laranja).....**49**

**FIGURA 4:** Análise dos componentes principais filogenéticos (pPCA) do úmero. Os *wireframes* azuis-escuros mostram mudanças na forma, enquanto os *wireframes* azuis-claros mostram a forma média. Polígonos convexos mínimos: à esquerda, a distribuição de cada hábito locomotor nos morfoespaços arbóreo (verde), escansorial (laranja), semiaquático (azul), semifossorial (cinza), terrestre (vermelho); e à direita, a distribuição no morfoespaço dos táxons Echimyini (verde), Euryzygomatomyinae (azul), Myocastorini (vermelho), Carterodontinae (laranja)..... **52**

**FIGURA 5:** Escápula de espécimes de Echimyidae organizados de acordo com os táxons examinados. Subfamília Euryzygomatomyinae: A, *Trinomys iheringi* (LBCE 16101); B, *Euryzygomatomys spinosus* (MN 75752); C, *Clyomys laticeps* (LBCE 4877). Subfamília Carterodontinae: D, *Carterodon sulcidens* (MN 54368). Tribo Echimyini: E, *Mesomys hispidus* (LBCE 18058); F, *Lonchothrix emiliae* (LBCE s/n) (sem número de identificação); G, *Isothrix negrensis* (MN 69434); H, *Makalata armata* (MN 69325); I, *Phyllomys pattoni* (MN 70175); J, *Kannabateomys amblyonyx* (MN 81356); K, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19886). Tribo Myocastorini: L, *Thrichomys fosteri* (LBCE 5372); M, *Myocastor coypus* (MZUSP 32353); N, *Proechimys quadruplicatus* (MN 69197); O, *Callistomys pictus* (MZUSP 31404)..... **59**

**FIGURA 6:** Úmero de espécimes de equimiídeos organizados de acordo com os táxons examinados. Subfamília Euryzygomatomyinae: A, *Trinomys iheringi* (LBCE 16101); B, *Euryzygomatomys spinosus* (MN 75752); C, *Clyomys laticeps* (LBCE 5326). Subfamília Carterodontinae: D, *Carterodon sulcidens* (MN 54368). Tribo Echimyini: E, *Mesomys hispidus* (LBCE 19843); F, *Lonchothrix emiliae* (LBCE s/n) (sem número de identificação); G, *Isothrix negrensis* (MN 56811); H, *Makalata armata* (MN 70179); I, *Phyllomys pattoni* (MN 70175); J, *Kannabateomys amblyonyx* (MN 61811); K, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19878). Tribo Myocastorini: L, *Thrichomys apereoides* (LBCE 11516); M, *Myocastor coypus* (MZUSP 32353); N, *Proechimys quadruplicatus* (LBCE 14994); O, *Callistomys pictus* (MZUSP 31404)..... **60**

## APÊNDICE

**APÊNDICE 2:** Valores dos PCs resultantes do Brock Stick Model.....**70**

**APÊNDICE 3:** A distribuição dos táxons no morfoespaço formado pelo pPC3 e o pPC4.....**71**

## DISCUSSÃO GERAL

**FIGURA 1:** Alterações vetorizadas da forma escapular dos gêneros organizados quanto ao hábito locomotor. Arborícolas - (A) *Callistomys*, (B) *Dactylomys*, (C) *Isothrix*, (D) *Kannabateomys*, (E) *Lonchothrix*, (F) *Makalata*, (G) *Mesomys*, (H) *Phyllomys*; Semiaquático - (I) *Myocastor*; Semifossorial - (J) *Carterodon*, (K) *Clyomys*, (L) *Euryzygomatomys*; Terrestres - (M) *Proechimys*, (N) *Thrichomys*, (O) *Trinomys*. A configuração em azul claro corresponde à forma média, enquanto que a configuração preta corresponde à deformação da estrutura.....74

**FIGURA 2:** Alterações vetorizadas da forma umeral dos gêneros organizados quanto ao hábito locomotor. Arborícolas - (A) *Callistomys*, (B) *Dactylomys*, (C) *Isothrix*, (D) *Kannabateomys*, (E) *Lonchothrix*, (F) *Makalata*, (G) *Mesomys*, (H) *Phyllomys*; Semiaquático - (I) *Myocastor*; Semifossorial - (J) *Carterodon*, (K) *Clyomys*, (L) *Euryzygomatomys*; Terrestres - (M) *Proechimys*, (N) *Thrichomys*, (O) *Trinomys*. A configuração em azul claro corresponde à forma média, enquanto que a configuração preta corresponde à deformação da estrutura.....76

**FIGURA 3:** Figuras vetorizadas representando as deformações (linhas pretas) das formas escapulares de roedores equimiídeos. (A) *Callistomys pictus*, (B) *Dactylomys boliviensis*, (C) *Dactylomys dactylinus*, (D) *Kannabateomys amblyonyx*. As linhas claras representam a forma média dos equimiídeos.....87

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

**TABELA 1:** Tabela 1. Descrição dos marcos usados na escápula e úmero.....**43**

**TABELA 2:** Análises alométricas com quadrados mínimos filogeneticamente generalizados (PGLS) para a escápula e úmero realizadas incluindo e excluindo o gênero *Myocastor*.....**46**

**TABELA 3:** Tabela 3. Análises comparativas informadas filogeneticamente com os escores pPC1 e pPC2. Sinal filogenético, MANOVA (sem informações filogenéticas) e phyMANOVA (com informações filogenéticas).....**47**

## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

**ACP** – Análise de Componentes Principais

**ACPf** – Análise de Componentes Principais com filogenia

**AN** – América do Norte

**ANOVA** – Análise de variância

**AS** – América do Sul

**AVC** – Análise de variáveis canônicas

**BRA** – Braquial

**CD** – flexores e extensores carpais e digitais

**e.g.** – *Exempli gratia* (por exemplo)

**F** – Teste F (dispersão)

**FIOCRUZ** – Fundação Oswaldo Cruz

**g** – grama

**GPA** – General Procrustes Analysis (Análise geral de Procrusto)

**H** – Espécimes com úmero examinado

**ICMBio** – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade

**IOC** – Instituto Oswaldo Cruz

**JGC** – Jeiel Gabrir Carvalhaes

**K** – K de Bloomberg

**Kg** – Kilograma

**K<sub>multi-humerus</sub>** – Sinal filogenético para a variação geral da forma humeral

**K<sub>multi-scapula</sub>** – Sinal filogenético para a variação geral da forma escapular

**LABPMR** – Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Reservatórios

**LBCE** – Laboratório de Biologia e Controle da Esquistossomose

**MANOVA** – Análise multivariada de variância

**MMA** – Ministério do Meio Ambiente

**MN** – Museu Nacional

**MPEG** – Museu Paranaense Emílio Goeldii

**MZUSP** – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

**PCA** – Principal Component Analysis (Análise de Componentes Principais)

**PC1** – 1º Componente Principal

**PC2** – 2º Componente Principal

**PC1<sub>humerus</sub>** – 1º Componente Principal do úmero

**PC1<sub>scapula</sub>** – 1º Componente Principal da escápula

**PC2<sub>humerus</sub>** – 2º Componente Principal do úmero

**PC2<sub>scapula</sub>** – 2º Componente Principal da escápula

**PGLS** – Phylogenetic Generalized Least Squares (Análises alométricas com quadrados mínimos filogeneticamente generalizados)

**phyANOVA** – Análise de variância com informação filogenética

**phyMANOVA** – Análise multivariada de variância com informação filogenética

**P(phylo)** – Valor de P com informação filogenética

**P-value** – Valor de P

**RET** – Afastadores de membros anteriores

**S** – Espécimes com escápula examinada

**Spp.** – Espécies

**s/a** – Sem número de série na coleção examinada

**TPS** – Thin Plate Spline (Spline de placa fina)

**TRI** – Tríceps

**TRI-H** – Cabeças do tríceps umeral

**UFPB** – Universidade Federal da Paraíba

**UFRJ** – Universidade Federal do Rio de Janeiro



# 1 INTRODUÇÃO

Os roedores constituem a maior ordem de mamíferos com 521 gêneros e 2.594 espécies reconhecidas, este número corresponde a cerca de 40% de todas as espécies recentes de mamíferos (<https://www.mammaldiversity.org/>). A ordem Rodentia é um grupo extraordinariamente diversificado, apresentando grande variação em forma, tamanho e diversidade ecológica com espécies presentes em quase todos os ecossistemas do mundo (Verde Arregoitia *et al.*, 2017). A grande diversificação dos roedores pode estar ligada aos seus distintos hábitos locomotores que possibilitam ainda, diversas ações, como procurar alimentos (Verde Arregoitia *et al.*, 2017), escapar de predadores (Vaughan *et al.*, 2011) e forragear (Gire *et al.*, 2016).

A locomoção é uma habilidade fundamental nos animais e seu estudo sempre desempenhou um papel significativo nas discussões sobre adaptação (Pough *et al.*, 2008; Shaw, 2020). Uma vez que a variação no desempenho locomotor afeta diretamente a aptidão dos indivíduos, espera-se que a seleção natural atue em quaisquer características fenotípicas relacionadas à locomoção (Irschick & Garland, 2001; Orr, 2009). Por causa disso, é importante compreender como fatores alométricos, funcionais e históricos associados à locomoção moldaram a evolução da morfologia de estruturas pós-cranianas ao longo da diversificação filogenética dos roedores (Morgan, 2009; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares & Pessôa, 2020).

## **1.1 A subordem Hystricomorpha**

As propostas mais frequentes para a taxonomia de nível superior de Rodentia, são baseadas: (1) em filogenias moleculares (*e.g.* Huchon *et al.*, 2002; Montgelard *et al.*, 2002; Rowe *et al.*, 2002; Galewski *et al.*, 2005; Honeycutt *et al.*, 2007; Venimianova *et al.*, 2007; Honeycutt, 2009; Upham *et al.*, 2013; Fabre *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019); e (2) no ângulo do processo angular relativo ao plano dos incisivos (a subordem monofilética Hystricognathi, e a subordem não monofilética Sciurognathi – Tullberg 1899) (Figura 1); (3) no sistema zigomassetérico, dividindo a ordem Rodentia em cinco subordens: Anomaluomorpha Bugge, 1974, Castorimorpha Wood, 1955, Myomorpha Brandt, 1855, Sciuiomorpha Brandt, 1855 e Hystricomorpha Brandt, 1855 (Wilson *et al.*, 2016).

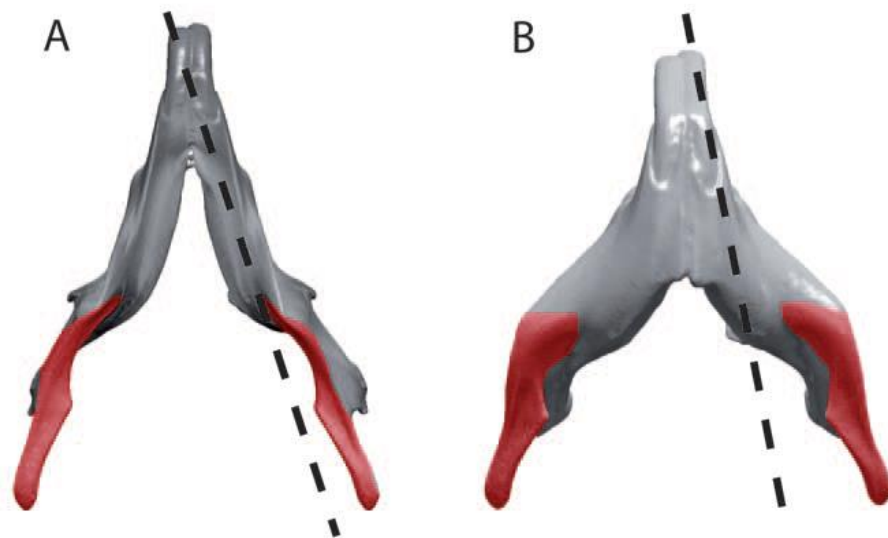


Figura 1. As formas mandibulares definidas por Tullberg (1899) na região ventral. A, mandíbula sciurognata; B, mandíbula histricognata. O processo angular está colorido em vermelho (Hautier *et al.*, 2011).

Os roedores histricognatos habitam no continente africano, na América do Norte, porém, são na maior parte, nativos da América do Sul (Sallam *et al.* 2009), tendo se diversificado durante o isolamento geográfico do continente que durou a maior parte da era Cenozóica, sendo os fósseis mais antigos registrados no final do Eoceno (Kay *et al.* 1999; Frailey & Campbell, 2004).

A subordem Hystricomorpha possui 17 famílias, 70 gêneros e 291 espécies (Wilson *et al.*, 2016) e é dividida em duas infraordens: Ctenodactylomorphi Chaline & Mein, 1979 e Hystricognathi. Entretanto, a subordem Hystricomorpha, também é chamada de Ctenohystrica *sensu* Huchon *et al.* (2002), formada pela junção das famílias Ctenodactylidae Gervais, 1853 (os gundis) + Diatomyidae Mein & Ginsburg, 1997 (rato-da-rocha do Laos - *Laonastes aenigmamus*), e a infraordem Hystricognathi. Vale enfatizar que nossas amostras não incluem roedores da infraordem Ctenodactylomorphi e por este motivo, não seguimos a proposta taxonômica para a subordem Ctenohystrica, apesar de seu monofilismo ser evidenciado por dados moleculares (Huchon *et al.*, 2000, 2002; Patterson & Upham, 2014).

Os roedores da infraordem Hystricognathi têm uma série de características anatômicas que os distinguem dos demais roedores, como o posicionamento do processo angular da mandíbula situado lateralmente ao longo do eixo do incisivo inferior, ao invés do mesmo plano que o incisivo inferior das mandíbulas dos Sciurognathi (Sallam *et al.*, 2009). A infraordem Hystricognathi é dividida em duas parvordens, Phiomorpha Lavocat, 1967 (não monofilética), com roedores encontrados exclusivamente no continente africano e Caviomorpha Wood, 1955 (monofilética), com roedores encontrados quase exclusivamente na América do Sul, com poucas

espécies ocorrendo na América Central (roedores capromíneos) e na América do Norte (Sallam *et al.*, 2009; Kerber, 2017).

## **1.2 Os roedores caviomorfos**

Os Caviomorfos integram o táxon com a maior diversidade ecomorfológica de roedores sul-americanos divididos em 4 superfamílias: Caviioidea Fisher, 1817 com 3 famílias e seus principais representantes são: a capivara, a cutia, a paca, as preás e o porquinho-da-índia; Chinchilloidea Bennet, 1833 com 2 famílias, destacando-se a chinchila, a viscacha e a pacarana; Erethizontoidea Bonaparte, 1845 com 1 família, sendo representada pelos ouriços; Octodontoidea Waterhouse, 1839 com 4 famílias, sendo os mais distribuídos e numerosos, destacando-se os degus, as hutias e os tucutucos. Os caviomorfos incluem aproximadamente 250 espécies distribuídas em 52 gêneros e 10 famílias (Ojeda *et al.*, 2015; Patton *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2016) compreendendo apenas 1/10 de todas as espécies de roedores viventes (Figura 2).

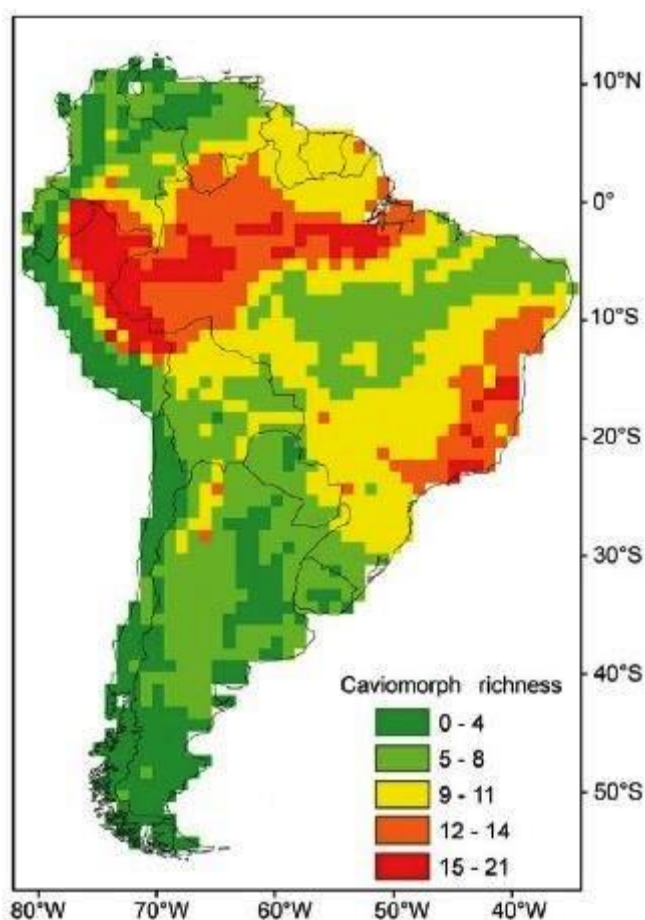


Figura 2. Mapa de densidade de espécies de caviomorfos com base em ocorrências nas células da grade de 1° por 1° (ca. 111 km x 111 km; Ojeda *et al.*, 2015).

Dentre as hipóteses para as rotas de imigração dos histricognatos ancestrais, a mais provável é a de que eles tenham chegado na América do Sul durante o Eoceno,

originando os roedores caviomorfos após se dispersarem por balsas naturais através do Atlântico vindos da África (Huchon & Douzery, 2001; Antoine *et al.*, 2012; Upham & Patterson, 2015; Arnal *et al.*, 2020). Assim, os roedores caviomorfos tornaram-se os primeiros roedores a ocuparem a América do Sul (Figura 3). Este grupo se diversificou durante o isolamento geográfico do continente sul-americano quando este continente se encontrava separado da América do Norte por um canal marítimo e da África pelo Oceano Atlântico durante a maior parte da era Cenozóica (Tarling, 1980; George, 1993; Wyss *et al.*, 1993; Flynn & Wyss, 1998). Depois da formação do istmo do Panamá, alguns grupos invadiram o continente norte-americano, destacando-se representantes das famílias Hydrochoeridae e Erethizontidae. Entretanto, atualmente o primeiro é encontrado apenas na América do Sul e o segundo (Erethizontidae), ainda mantém um táxon vivente nas florestas temperadas da América do Norte, *Erethizon dorsatum* (Linnaeus, 1758) (Kerber, 2017).

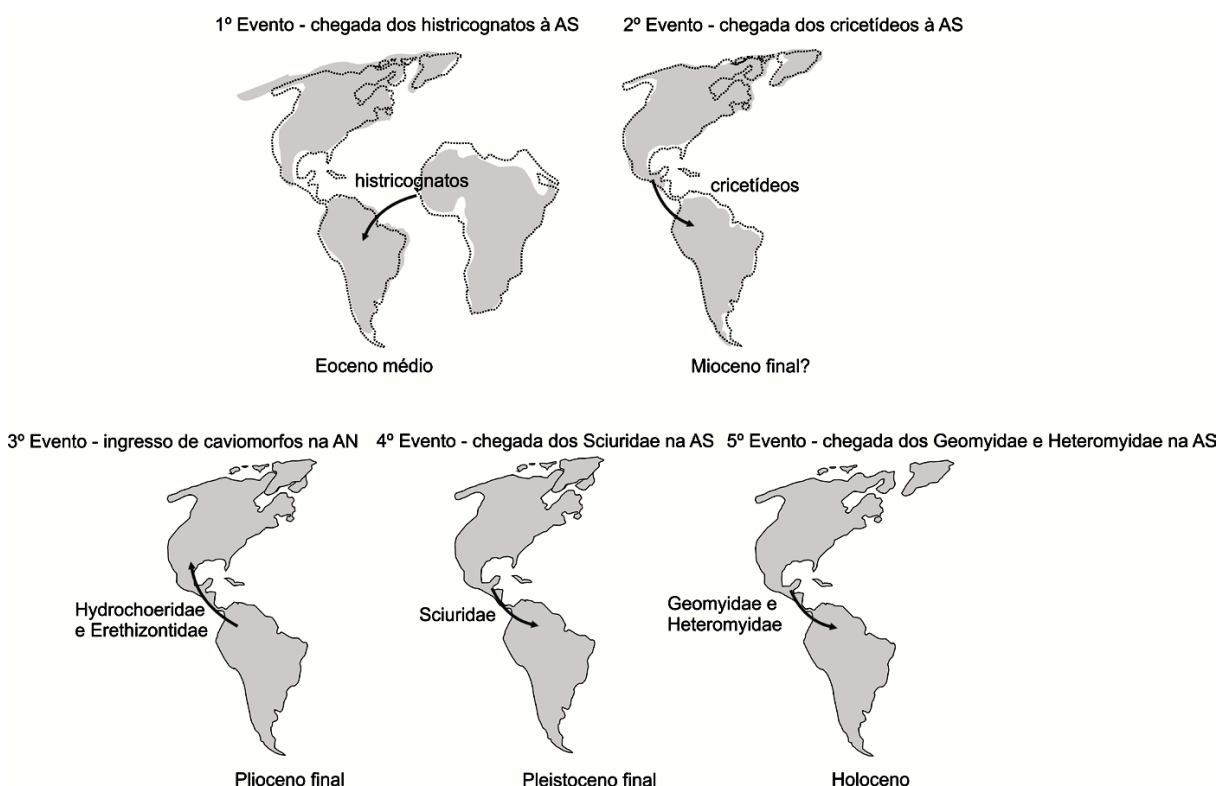


Figura 3. Principais eventos biogeográficos da fauna de roedores sul-americanos. AS, América do Sul; AN, América do Norte, Kerber (2017).

Os primeiros registros fósseis de caviomorfos já evidenciam a divergência dos quatro principais clados existentes, isto é, das superfamílias, destacando-se o registro fóssil da rica fauna de Santa Rosa, Peru (Frailey & Campbell, 2004) datada como do final do Eoceno e baseado no “estágio evolutivo” dos táxons ali encontrados, e questionável devido à ausência de datações absolutas (Vucetich *et al.*, 2010; Kerber,

2017); o registro da fauna de Tinguiririca no Chile datada como do início do Oligoceno há cerca de 31,4-35,6 milhões de anos (Bertrand *et al.*, 2012), e ainda, os fósseis mais antigos de caviomorfos registrados na América do Sul que datam do Eoceno médio em Contamana na Amazônia Peruana há cerca de 41 milhões de anos (Antoine *et al.*, 2012), estando de acordo com os relógios moleculares que estimam entre 54 e 43 milhões de anos a divergência dos caviomorfos (Huchon & Douzery, 2001). E reforçam a ideia da ascendência africana para o grupo, pois os indivíduos compartilham diversos caracteres com os histicognatos do Paleógeno da África (Kerber, 2017), embora, o estudo de Antoine *et al.* (2012) seja controverso devido seu registro estar baseado em escassos molares (Vucetich *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017).

Os caviomorfos desenvolveram mais adaptações locomotoras do que qualquer outro táxon de roedores (Vucetich *et al.*, 1999; Elissamburu & Viscaíno 2004) e variam em tamanho corporal, de cerca de 100 g, em *Carterodon* Waterhouse, 1848, a cerca de 60 kg, em *Hydrochoerus* Brisson, 1762, sendo esta escala ainda maior se considerado o registro fóssil (Sánchez-Villagra *et al.*, 2003). Alguns representantes fósseis deste grupo ultrapassavam as dimensões dos maiores grandes mamíferos sul-americanos vivos (Horovitz *et al.*, 2006; Rinderknecht & Blanco, 2008). Dentre os maiores fósseis de caviomorfos encontrados destacam-se os gêneros *Josephoartigasia* Mones, 2007, *Phoberomys* Kraglievich, 1926 e *Phugatherium* Ameghino, 1887 (Figura 4).

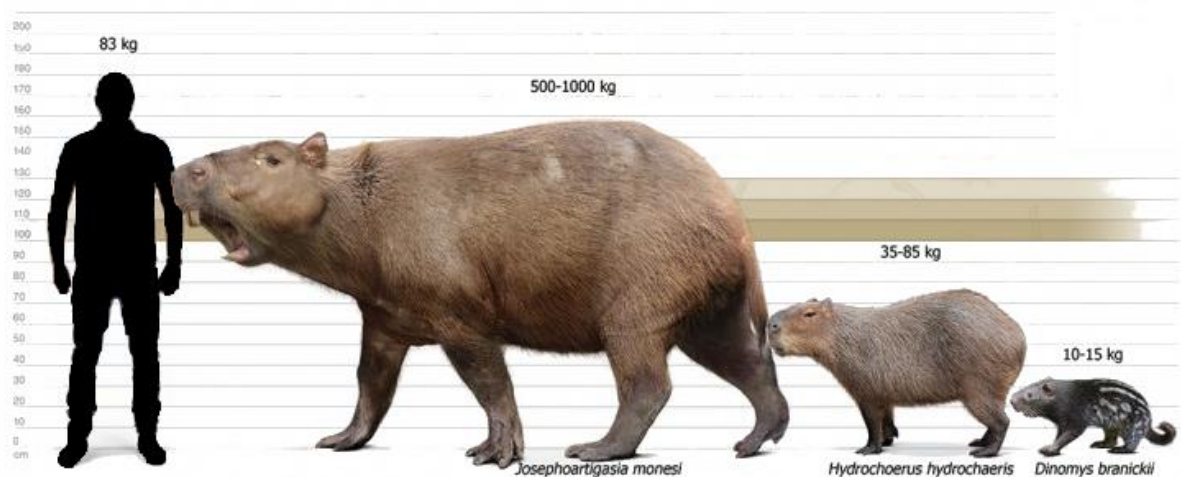


Figura 4: Representação esquemática dos maiores roedores caviomorfos: *Josephoartigasia monesi* (extinto); *Hydrochoerus hydrochaeris* e *Dinomys branickii* (existentes) em relação a um homem. Modificado de <https://prehistoric-fauna.com/Josephoartigasia-monesi>.

Não se sabe ao certo porque estes grandes roedores foram extintos, embora tenham desaparecido após o soerguimento do istmo do Panamá durante o final do Plioceno. Dentre estes grandes roedores, *Josephoartigasia*, é o maior roedor fóssil



conhecido e foi recuperado de sedimentos do Plioceno no Uruguai (Rinderknecht & Blanco, 2008). A espécie pode ter pesado 1.000 kg (Rinderknecht & Blanco, 2008), apesar de haver trabalhos que contestem esse número (Blanco, 2008; Millien, 2008). Certamente *Josephoartigasia* substituiu *Phoberomys*, que viveu durante o final do Mioceno e / ou início do Plioceno (Horovitz *et al.*, 2006).

### **1.3 A Família Echimyidae**

A família Echimyidae Gray, 1825 inclui os ratos de espinho + *Myocastor coypus* e as hutias nas ilhas do Caribe (~ 70 spp. nas subfamílias Echimyinae, Euryzygomatomyinae e Carterodontinae *sensu* Courcelle *et al.*, 2019) e as hutias nas ilhas do Caribe (32 spp. na subfamília Capromyinae Smith, 1842), estes últimos com uma particular radiação insular no Mioceno-Plioceno (Fabre *et al.*, 2014). Dentre todos os roedores histricomorfos, a família Echimyidae é a mais diversificada taxonômica, ecológica e morfologicamente, sendo conhecidos fósseis a partir do Oligoceno na Bolívia, cerca de 25,6 milhões de anos (Kay *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 1999).

Os ratos de espinho como são conhecidos os equimiídeos por apresentarem pelos aristiformes, flexíveis e achatados, podem ser encontrados desde a América Central até a Argentina (Lara *et al.*, 1996; Emmons, 2005; Galewski *et al.*, 2005; Upham *et al.*, 2013). Esse grupo exibe grande diversidade morfológica, fisiológica, de habitat, comportamental, e de estratégias reprodutivas (Mares & Ojeda, 1982; Streilen, 1982b, c, d; Carvalhaes *et al.*, 2015; Netto & Tavares, 2021). A cauda dos equimiídeos varia de menos da metade do comprimento do corpo até consideravelmente maior que o corpo, sendo frequentemente quebrada e perdida em alguns gêneros, como em *Trinomys* Thomas, 1921 (Emmons & Feer, 1997). Os equimiídeos são predominantemente noturnos ou crepusculares (Marcomini & Spinelli, 2003), permanecendo escondidos em abrigos durante o dia, possuindo como base alimentar sementes, frutas e larvas de alguns insetos (Nowak, 1999). Os equimiídeos, são pequenos mamíferos que pesam entre 80 e 900 g (Tavares & Pessôa, 2020). Entretanto, o equimiídeo semiaquático *Myocastor coypus*, possui massa corporal de 4,5 Kg em média, e os roedores capromíneos como *Geocapromys* possuem massa corporal superior a 7,0 Kg, sendo que alguns capromíneos extintos chegaram a pesar mais de 8,0 Kg (Hansford *et al.*, 2012).

A taxonomia da família, assim como a de vários gêneros, é pouco resolvida. Apesar de várias revisões importantes de grupos específicos (e.g., Lara & Patton *et al.*, 2000; Leite, 2003; Braggio & Bonvicino, 2004; Emmons, 2005; Nascimento *et al.*,

2013; Emmons & Fabre, 2018), ainda permanecem grandes lacunas de estudos sistemáticos, principalmente no nível intragenérico (Loss, 2014). Ainda que geralmente sejam reconhecidas três subfamílias viventes de Echimyidae: Dactylomyiinae, Echimyinae e Eumysopinae (Woods & Kilpatrick, 2005), as filogenias reconstituídas tanto com dados moleculares quanto morfológicos não indicam as duas primeiras subfamílias como monofiléticas (Emmons, 2005; Olivares & Verzi, 2014; Verzi *et al.*, 2015; Álvarez *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019). Além disso, outros grupos como Capromyidae e Myocastoridae que são alocados geralmente em suas próprias famílias vêm sendo considerados como pertencentes a família Echimyidae (Galewski *et al.*, 2005; Fabre *et al.*, 2013). Uma notável variedade de hábitos locomotores pode ser observada na família Echimyidae (Elissamburu & Viscaíno, 2004; Vianey-Liaud *et al.*, 2015).

Os hábitos locomotores especializados desta família são: arborícola (gêneros *Callistomys* Emmons & Vucetich, 1998, *Dactylomys* Geoffroy St.-Hilaire, 1838, *Diplomys* Thomas, 1916, *Echimyus* Cuvier, 1809, *Isothrix* Wagner, 1845, *Kannabateomys* Jentink, 1891, *Leiuromys* Emmons & Fabre, 2018, *Lonchothrix* Thomas, 1920, *Makalata* Husson, 1978, *Mesomys* Wagner, 1845, *Mysateles* Lesson, 1842, *Olallamys* Emmons, 1988, *Pattonomys* Emmons, 2005, *Phyllomys* Lund, 1839, *Plagiodontia* Cuvier, 1836, *Santamartamys* Emmons, 2005 e *Toromys* lack-Ximenes *et al.*, 2005); escansorial (gêneros *Capromys* Smith, 1842, *Geocapromys* Chapman, 1901); terrestre (gêneros *Hoplomys* Allen, 1908, *Mesocapromys* Varona, 1970, *Proechimys* Allen, 1899, *Thrichomys* Trouessart, 1880, e *Trinomys*); semiaquático (gênero *Myocastor* Kerr, 1792); semifossorial (gêneros *Carterodon* Waterhouse, 1848, *Clyomys* Thomas, 1916 e *Euryzygomatomys* Goeldi, 1901). A escolha do hábito locomotor dos roedores da subfamília Capromyinae foi feita de forma consensual (Galewski *et al.*, 2005; Weisbecker & Schmidt, 2007; Fabre *et al.*, 2014; Tavares *et al.*, 2018; Courcelle *et al.*, 2019).

Embora o hábito locomotor arborícola seja o mais diversificado nesta família, os equimídeos arborícolas não são bem representados nas coleções dos museus por dois motivos: 1 - devido a amostragem inadequada do dossel; 2 - por serem realmente pouco abundantes na natureza (Patton *et al.*, 2000; Bonvicino *et al.*, 2003). Consequentemente, inferências sobre aspectos evolutivos e biológicos são pouco conclusivas e limitadas à análise de poucos exemplares, alguns raros em coleções científicas, o que levanta a questão se eles são também raros na natureza ou pouco coletados devido ao uso de métodos de captura pouco eficientes (Loss, 2014).

Diversos estudos sobre locomoção de roedores vêm sendo realizados para caracterização fenotípica das alterações presentes na marcha (Bellardita & Kiehn, 2015), velocidade (Batka *et al.*, 2014), da força muscular entre roedores jovens e adultos (Horner *et al.*, 2011) e ainda, de diferentes hábitos locomotores: arborícola (Schmidt & Fischer, 2010; Upham *et al.*, 2013), terrestre (Weisbecker & Schmidt, 2007), escansorial (Morgan & Álvarez, 2013), semifossorial e fossorial (Fernández *et al.*, 2000; Steiner-Souza *et al.*, 2010). Alguns estudos utilizam a locomoção de roedores como ferramentas para compreensão de doenças como a Coréia de Huntington, esclerose lateral amiotrófica e Doença de Parkinson (Hampton & Amende, 2010; Mancuso *et al.*, 2011; Geldenhuys *et al.*, 2015) e os genes envolvidos nessas alterações (Bothe *et al.*, 2004; Crone *et al.*, 2009).

Em estudos comparativos, é interessante explorar a diversidade ecológica dos roedores histricognatos analisando as interações entre funcionalidade e tendências evolutivas no crânio e em toda região pós-craniana. Apesar dessa diversidade, o esqueleto apendicular é conservado nos roedores e não mostra uma clara modificação na forma dos ossos longos ou redução de dígitos, como visto em Artiodactyla e Perissodactyla (Elissamburu & Viscaíno, 2004). Assim, é importante compreender os hábitos locomotores dos equimiídeos, associando dados moleculares (Galewski *et al.*, 2005; Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019) aos dados morfológicos (Morgan & Álvarez, 2013; Tavares & Pessôa, 2020), especialmente das estruturas pós-cranianas, em um contexto filogenético (Morgan, 2009). Desta forma, esta associação entre hábitos locomotores e os dados moleculares dos equimiídeos torna-se fundamental no estudo da biodiversidade e ecomorfologia dos roedores caviomorfos, uma vez que fornece informações evolutivas necessárias para diversos táxons (Morgan & Álvarez, 2013; Tavares & Pessôa, 2020). Por fim, possibilita ainda, uma melhor compreensão de como os equimiídeos alcançaram as formas atuais em suas estruturas pós-cranianas.

#### **1.4 Ecomorfologia: ambiente e forma**

Um problema-chave na evolução é a compreensão de como os organismos e/ou populações se adaptam a novos ambientes, e desta forma, tem sido um dos objetivos da biologia evolutiva compreender a origem e a arquitetura genética de características complexas associadas a adaptações de ambientes heterogêneos (Oostra *et al.*, 2018; Bittner *et al.*, 2021).



Um importante mecanismo que auxilia esta compreensão evolutiva tem sido a plasticidade evolutiva, que foi definida por Pigliucci *et al.* (2006), como a capacidade de genótipos individuais produzirem diferentes fenótipos quando expostos a diferentes condições ambientais. Devido a plasticidade fenotípica funcionar como um mecanismo amplificador de variabilidade fenotípica criando oportunidades para que mudanças genéticas ocorram, é esperado que exista um grande potencial plástico nas características fisiológicas e/ou morfológicas de organismos que ocupem ambientes heterogêneos (Fuzeto & Lomônaco, 2000; Cardoso & Lomônaco, 2003).

Apesar da sobrevivência de um organismo sob condições específicas ser facilitada pela plasticidade fenotípica, não existe um consenso se a plasticidade pode conduzir a evolução de novos traços e promover a diversidade taxonômica evolutiva (Price *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003; Fusco & Minelli, 2010). E ainda, se a plasticidade fenotípica tem mais frequentemente o efeito de acelerar, retardar, facilitar ou restringir a adaptação a novos ambientes (Price *et al.*, 2003; Ghalambor *et al.*, 2007; Levis & Pfennig, 2016; Bittner *et al.*, 2021).

Os fatores ambientais induzem variações morfológicas resultantes da plasticidade fenotípica, ou uma combinação de fatores promovidos pela seleção natural (Hollander *et al.*, 2006). Assim, foi grande o interesse de ecólogos na relação entre o ambiente e a morfologia do organismo no século XX, dessa forma, essa relação vem ganhando interesse desde que os primeiros estudos de ecomorfologia começaram a relacionar forma, função e ambiente (Delacour & Mayr, 1945; Verheyen, 1953; Delacour, 1959). Assim, durante as décadas de 1950 e 1960, ecólogos trabalhando principalmente com pássaros, e analisando uma série de questões relacionadas ao conceito de nicho, partição de habitat, estrutura da comunidade, diversidade dentro dos táxons e o uso de medidas morfológicas simples como ferramentas, propiciaram a criação do termo “ecomorfologia” (Karr & James, 1975). A ecomorfologia ajudou a facilitar a compreensão das ligações entre a forma do corpo e o nicho, estabelecendo modelos para o estudo das relações morfológicas.

Os estudos ecomorfológicos objetivam explicar o funcionamento de estruturas e suas interações com o ambiente (Wainwright & Reilly, 1994), analisando sua base filogenética (Bock & Wahlert, 1965), pautados na ideia de que o fenótipo fornece informações sobre as adequações e relações evolutivas entre o ambiente e a morfologia (Neves, 2003). A ecomorfologia atua sobre a forma por meio de processos como, por exemplo, a estrutura dos habitats, as estruturas locomotoras dos

organismos, a disponibilidade de recursos alimentares e fatores físicos relacionados ao clima (Ricklefs & Miles, 1994; Neves, 2003).

A fim de pesquisar como que estruturas funcionam, é válido comparar a forma de organismos pouco aparentados, porém, que compartilham estratégias análogas de uso do ambiente (Neves, 2003). Nas três últimas décadas, novos métodos de estudo e modelos matemáticos de genética quantitativa foram desenvolvidos com o objetivo de descrever a relação entre plasticidade fenotípica e processos biológicos (Via & Lande, 1985; Gomulkiewicz & Kirkpatrick, 1992; Schlichting & Pigliucci, 1993; Scheiner & Callahan, 1999).

### **1.5 A relação entre o crânio com fatores ambientais e as suas adaptações e variações**

A maioria dos órgãos sensoriais dos vertebrados e uma parte do sistema nervoso central são encontrados no crânio e, em geral, estão ligados ao modo em que os ambientes são explorados pelas espécies (dos Reis, 2002). Principalmente devido à presença dos órgãos dos sentidos, como visão, audição e olfato, o respectivo desenvolvimento das estruturas cerebrais associadas a estas estruturas, podem ser determinantes no desenvolvimento e forma final do crânio (Carvalhaes *et al.*, 2019).

As formas biológicas podem estar sob influência de restrições físicas causadas por limitações ocasionadas por diversos processos físicos ou de propriedades mecânicas do material biológico, além de restrições seletivas; restrições filogenéticas e as restrições ontogenéticas (Alberch, 1980; Maynard-Smith *et al.*, 1985).

As complexas interações entre fatores ambientais e genéticos podem acentuar ou atenuar as variações morfológicas (Figura 5), além dos fatores envolvidos no desenvolvimento de cada indivíduo, mesmo quando espécies são tratadas fora de seu habitat, por exemplo em Biotério (Hallgrímsson & Lieberman, 2008; Middleton *et al.*, 2008; Gonzalez *et al.*, 2011).

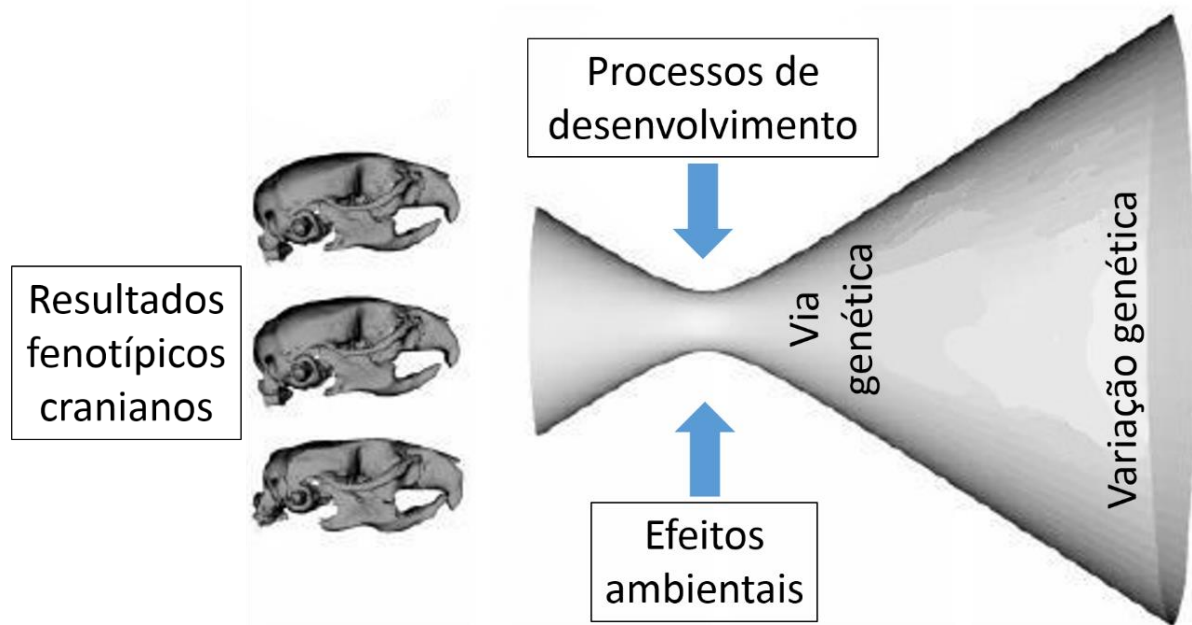


Figura 5. O funil representa o potencial de variação no sistema em diferentes níveis. O número de variantes genéticas excede em muito o número de caminhos, que por sua vez alimentam um conjunto mais limitado de processos de desenvolvimento. Esses processos variam e interagem para produzir variação nos resultados fenotípicos. Modificado de Hallgrímsson & Lieberman (2008) e Gonzalez *et al.* (2011).

A forma craniana entre eutérios e marsupiais carnívoros evidencia que a história filogenética de ambos os grupos é mais importante na determinação da forma do crânio do que similaridades ecológicas, sem que a eficiência funcional seja afetada por essas diferenças morfológicas (Werdelin, 1986; 1987). Isto quer dizer que, muitas vezes, apesar de existirem padrões morfológicos distintivos entre os grandes grupos funcionais (e.g carnívoros e herbívoros), estes podem não se repetir claramente em todos os organismos de todos os grupos, devido às limitações evolutivas, impostas por algum tipo de restrição, que impediu o desenvolvimento da “ótima” forma esperada para a situação ecológica de cada organismo.

A forma do crânio e do aparelho mastigador, em especial, estruturas ao mesmo tempo extremamente especializadas e diretamente sujeitas a pressões seletivas (Moore, 1981), mas também altamente integradas (p. ex. Cheverud, 1982; Lauder *et al.*, 1989, Roth & Wake, 1989; Roth, 1996; Smith, 1996), são na realidade o resultado da interação e do balanço entre adaptação e restrições, e devem, portanto, ser analisadas como tal (Smith, 1993).

O crânio de roedores tem sido utilizado como material na sistemática de famílias caviomorfos, desde abrocomídeos (Taraborelli *et al.*, 2015), caviídeos (da Silva Neto, 2000), chinchilídeos (Ledesma *et al.*, 2009), ctenomídeos (de Freitas *et al.*, 2012); cuniculídeos (Huck *et al.*, 2013); dasiproctídeos (Ramírez-Chaves *et al.*, 2018);

dinomídeos (Kerber *et al.*, 2017); equimiídeos (Carvalhaes *et al.*, 2019); erethizontídeos (Torres-Martínez *et al.*, 2019) até os octodontídeos (Sobrero *et al.*, 2010). Quando utilizado o crânio para a identificação de gêneros e espécies de roedores, a morfometria linear e a morfometria geométrica são as duas ferramentas mais utilizadas. Para a identificação de roedores caviomorfos, a morfometria geométrica foi a mais utilizada nos últimos anos, principalmente com os gêneros *Ctenomys* (Fernandes *et al.*, 2012; Fornel *et al.*, 2018), *Thrichomys* (Monteiro *et al.*, 2003; Carvalhaes *et al.*, 2019), e *Trinomys* (Nicola *et al.*, 2003; laeger *et al.*, 2021), entre os mais recentes.

### **1.6 Os distintos hábitos locomotores e a ocupação dos ambientes**

O esqueleto é fundamental à sobrevivência sendo consideravelmente plástico para responder às diferentes demandas dos nichos disponíveis ou nichos ocupados (Neves, 2003). Assim os vertebrados evoluíram diversas adaptações, e por isso, é previsto que na forma das estruturas estejam armazenadas informações sobre a ancestralidade e ainda, informações sobre adaptações específicas, especialmente quanto ao aspecto locomotor que contribuam para a ocupação de diversos ambientes como: aéreos, aquáticos, arbóreos, subterrâneos e terrestres (Neves, 2003; Boivin *et al.*, 2018).

Morfologia comparativa e técnicas de morfometria geométrica são frequentemente utilizadas para avaliar sinais ecológicos e de hábitos locomotores que servem para inferir estilos de vida e hábitos locomotores à táxons extintos (Samuels *et al.*, 2013; Lires *et al.*, 2016; Talanda, 2017). Estes sinais foram evidenciados em estudos sobre a interação entre forma e função no esqueleto pós-craniano (Reidenberg, 2007; Chatterjee, 2015).

Muitos mamíferos não voadores, considerados geralmente terrestres não possuem grandes especializações, embora dependam de um ótimo desempenho locomotor enquanto caçam (Iwaniuk *et al.*, 1999) ou estão empreendendo fuga de predadores (DeBlase & Martin, 1981; Vaughan *et al.*, 2011). Os mamíferos possuem modificações no esqueleto, possibilitando uma maior eficiência na estratégia locomotora, que variam a partir do aumento da velocidade de deslocamento, até o aumento no comprimento ou número de passos por unidade de tempo (DeBlase & Martin, 1981; Iwaniuk *et al.*, 1999; Neves, 2003; Hildebrand & Goslow, 2006; Vaughan *et al.*, 2011). Estas estratégias locomotoras são fundamentais para a ocupação de nichos que variam desde formas comuns como os cursoriais e arborícolas (Candela

& Picasso, 2008; Morgan, 2009), até formas semi-aquáticas e semifossoriais (Weisbecker & Schmid, 2007; Tavares *et al.*, 2020).

### **1.6.1 Terrestres ou cursoriais**

Segundo Lovegrove & Mowoe (2014) um alto grau de cursorialidade evoluiu durante o Oligoceno e o Mioceno em várias ordens placentárias modernas (Carnivora, Artiodactyla e Perissodactyla) como resposta ao surgimento de paisagens abertas e pastagens após o Máximo Térmico do Paleoceno-Eoceno (Janis, 1993; Janis & Wilhelm, 1993; Yuanqing *et al.*, 2007; Jardine *et al.*, 2012; Lovegrove, 2012; Lovegrove & Mowoe, 2013). Ao longo deste período, os animais terrestres ou cursoriais (definidos vagamente como aqueles que correm rápido), tiveram seus elementos distais dos membros alongados em relação aos membros proximais aumentando a resistência e a velocidade (Hildebrand, 1985; Hildebrand & Goslow, 2006; Polly, 2007). São representados principalmente por mamíferos considerados médios e que alcançam altas velocidades, e são representados principalmente por gazelas, galgos e as chitas por apresentarem traços cursoriais bem desenvolvidos (Usherwood & Gladman, 2020). Não há registro de animais de pequeno e de grande porte atingindo velocidades tão altas quanto aos de porte médio, embora, seja difícil de se obter medições confiáveis de velocidades máximas em animais que não foram criados e treinados para corridas (Usherwood & Gladman, 2020).

A postura digitígrada ou unguígrada presente nos mamíferos cursoriais não permite que ossos metacárpicos e metatársicos façam contato com o solo durante a locomoção (DeBlase & Martin, 1981; Polly, 2007; Vaughan *et al.*, 2011). Mamíferos cursoriais possuem a tuberosidade deltoide do úmero localizada mais proximalmente e na cintura escapular, a escápula tende a ser longa e a clavícula é reduzida ou ausente, aumentando a mobilidade escapular, a flexão parassagital e a extensão do membro anterior (Jenkins, 1974; Neves, 2003). A redução ou perda da clavícula aliada a uma maior manobrabilidade da escápula e da articulação do ombro, contribuem para o aumento no comprimento do passo, possibilitando ao membro mover-se em vários planos (DeBlase & Martin, 1981; Iwaniuk, *et al.*, 1999; Neves, 2003; Vaughan *et al.*, 2011).

Em suma, mamíferos cursoriais têm metatarsos mais longos, elementos de membros mais delgados, fêmures mais curtos e um ponto de inserção muscular localizado mais próximo da articulação do quadril (Lovegrove & Mowoe, 2014).

Nos mamíferos cursoriais, encontram-se mais próximos os locais de inserção da musculatura nas articulações, conferindo uma vantagem mecânica, devido a um menor encurtamento, necessário para gerar maior amplitude e velocidade durante o passo (Feldhamer *et al.*, 1999; Neves, 2003; Hildebrand & Goslow, 2006; Vaughan *et al.*, 2011).

Além dessas modificações, os mamíferos cursoriais possuem menos massa musculoesquelética em seus membros distais enquanto concentram a maior massa proximalmente (Myers & Steudel, 1997). Similarmente, as epífises distais dos membros de alguns grupos de mamíferos (cercopitecíneos, homínídeos e felinos) possuem menos massa óssea trabecular do que nas epífises proximais dos membros, minimizando o custo energético na movimentação dos membros (Chirchir, 2015). Estas diferenças podem ser observadas, por exemplo, entre a massa distal trabecular entre cães criados para lutar que é maior do que a dos cães de corrida devido à maior dependência das patas para lutar (Pasi & Carrier, 2003), desta maneira, os cães de briga têm patas mais curtas e mais fortes do que os de corrida, sugerindo que uma pata que experimenta forças maiores é fortemente construída para absorver essas forças (Chirchir, 2015). Além disso, a distribuição da massa dos membros entre os primatas terrestres é caracterizada por menos massa muscular distal relativa do que entre os primatas arbóreos (Raichlen, 2004; Preuschoft *et al.*, 2010), de acordo com o entendimento de que primatas terrestres em geral são mais cursores do que os primatas arbóreos (Chirchir, 2015).

Os membros dos cursoriais não são otimizados para alcançar a velocidade máxima, como sugerido por Howell (1944), mas para a minimização dos custos de energia locomotora (Gambaryan, 1974; Garland & Janis, 1993; Christiansen, 2002). A redução do número de passadas é uma importante fonte de economia da energia locomotora e em quadrúpedes a frequência dos passos, aumenta com a elevação da velocidade (Heglund *et al.*, 1974; Heglund & Taylor, 1988). Quadrúpedes de maior massa corpórea sustentam a locomoção, antes de tudo, pelo aumento no comprimento dos passos, principalmente com o aumento da velocidade. Em contrapartida, quadrúpedes de reduzida massa corpórea, em uma dada velocidade, correm com frequências de passos mais elevadas em relação às exibidas por quadrúpedes maiores (Heglund & Taylor, 1988; Ribeiro, 2006).

Uma especialização locomotora dos mamíferos é o bipedalismo. Os mamíferos bípedes são tipicamente plantígrados, com caudas curtas, pelves orientadas verticalmente, ílio curto e dilatado, fêmur extremamente longo e um tubérculo voltado

para baixo do calcâneo (Polly, 2007). O bipedalismo pode ser não saltatório, como por exemplo em humanos, os únicos bípedes habituais que não saltam, embora algumas outras espécies, principalmente primatas e ursos, sejam bípedes facultativos (Ribeiro, 2006). Em experimentos com mamíferos bípedes, Gatesy & Biewener (1991) demonstraram que o incremento na velocidade de locomoção em bípedes também pode ser sustentado por aumento na frequência e/ou comprimento dos passos (Ribeiro, 2006).

A diversidade de comprimentos e proporções nos membros dos mamíferos terrestres, está associada ao tamanho do corpo sendo resultada da necessidade de manter simetria e/ou funcionalidade do esqueleto apendicular em relação à variação no tamanho do corpo (Raich & Casino, 1991; Gasc, 2001; Rolian, 2008). A diversidade fenotípica é resultante das variações nos processos genéticos e epigenéticos atuantes no desenvolvimento organizacional (Atchley & Hall, 1991; Wagner, 2000; Hallgrímsson & Hall, 2005). Entretanto, tratando-se dos apêndices locomotores dos vertebrados, não está claro quantos processos ontogenéticos contribuem para as diferenças fenotípicas entre espécies que diferem no tamanho corporal, ou mesmo, no comprimento dos ossos dos membros dentro das espécies (Rolian, 2008). Não está claro ainda, até que ponto as diferenças fenotípicas no comprimento dos ossos dos membros são devidas às diferenças nos atributos físicos dos ossos em desenvolvimento (Webster & Zelditch, 2005) e em que extensão essas diferenças são causadas por mudanças na taxa e / ou tempo de processos celulares específicos (Gould, 1977).

Adaptações a comportamentos locomotores específicos e habitats particulares, impulsionaram a evolução no comprimento e a proporções únicas nos membros de mamíferos terrestres (Rolian, 2008). Isto pode ser observado na relação entre os membros posteriores mais longos que os membros anteriores de mamíferos terrestres bípedes, como gerbils, ratos cangurus e os seres humanos, enquanto o contrário é verdadeiro em primatas arbóreos suspensivos, como gibões e orangotangos (Schultz, 1973; Rolian, 2008). Se esses fenótipos forem adaptáveis, devem evoluir via seleção natural, atuando sobre variações na forma e no tamanho dos ossos individuais dos membros (Rolian, 2008). Os roedores equimiídeos oferecem um excelente modelo para analisar estas diferenças fenotípicas, uma vez que a família Echimyidae engloba ampla diversidade ecomorfológica e taxonômica (Vucetich *et al.*, 1999; Elissamburu & Viscaíno, 2004; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares *et al.*, 2020; Tavares & Pessôa, 2020; Tavares *et al.*, 2020; Netto & Tavares *et al.*, 2021). Dentre as diversas formas

especializadas de equimiídeos, existem três gêneros com diversas espécies e com hábito locomotor terrestre: *Proechimys* que é encontrado na região amazônica e em parte do cerrado; *Thrichomys* que pode ser encontrado na caatinga, mata atlântica, cerrado e Pantanal; *Trinomys*, este ainda que encontrado em diversos estados é endêmico da mata atlântica e com uma espécie, *Trinomys yonenagae*, habitando dunas (Rocha, 1995).

### **1.6.2 Arborícolas e escansoriais**

Os mamíferos arborícolas desenvolveram como estratégia para a ocupação do ambiente arbóreo e arbustivo da vegetação, passar grande parte de suas vidas em diferentes camadas de vegetação, enquanto os mamíferos escansoriais exploram substratos arbóreos e terrestres (Neves, 2003; Hildebrand & Goslow, 2006; Karantanis, 2017). Além da arborealidade ser comum em mamíferos existentes, este comportamento está estreitamente ligado à evolução dos mamíferos. Os primeiros mamíferos e seus táxons irmãos são encontrados cerca de 100 milhões de anos, com um registro relativamente rico de espécies fósseis mostrando adaptações escansoriais e arborícolas (Karananis, 2017). Muitos mamíferos primitivos do Mesozóico, o primeiro metatério conhecido (Luo *et al.*, 2003) e os dois eutérios mais velhos (Ji *et al.*, 2002; Luo *et al.*, 2011) eram escaladores pequenos, com garras e âgeis que, provavelmente, utilizaram substratos terrestres e arbóreos.

As extremidades dos mamíferos arbóreos tendem a auxiliar em sua habilidade de escalar, permanecer no topo ou se pendurar abaixo dos substratos (Karananis, 2017). Possuem ainda, falanges proximais mais longas e metacarpos mais curtos do que seus parentes terrestres, combinados com a presença de dígitos longos gerais (Napier, 1967; Lemelin, 1999; Hamrick, 2001; Krattli, 2001; Zefferer, 2002; Lemelin & Schmitt, 2007; Kirk *et al.*, 2008). A variação na morfologia óssea e na musculatura dos membros anteriores dos mamíferos arbóreos ocorre dependendo dos modos locomotores empregados (suspensão, escalada vertical, salto ou quadrupedalismo acima do ramo) (Taylor, 1985; Stalheim-Smith, 1989; Youlatos, 2000; Argot, 2001).

A maioria das adaptações morfológicas dos mamíferos arbóreos, enfatiza a necessidade da estabilidade podendo ser estática ou dinâmica (Lammers & Zurcher, 2011). Os animais que andam em ramos horizontais ou sub-horizontais correm sempre o risco de tombar, um risco que pode ser neutralizado caso o animal: tenha membros relativamente curtos (Juškaitis, 2008; Kryštufek, 2010), extremidades preênseis para que mantenha uma pegada segura no galho (Sustaita *et al.*, 2013),



consiga pendurar-se abaixo do galho (Hunt, 1991; Nyakatura *et al.*, 2007; Dzulhelmi & Abdullah, 2009) ou reduza o tamanho do corpo adotando uma postura agachada (Schmidt, 2008).

Apesar de animais escansoriais como por exemplo os esquilos, possuírem uma estrutura considerada generalizada, ou seja, basicamente terrestre (Neves, 2003), para a ocupação do estrato arbóreo e arbustivo, os mamíferos escansoriais utilizam estruturas que permitem maior agilidade e equilíbrio em superfícies verticais durante a locomoção como por exemplo, uma cauda que pode ser leve, longa e pilosa, e ainda, unhas afiadas e longas (DeBlase & Martin, 1981; Feldhamer, *et al.*, 1999; Neves, 2003).

Existem ainda, outras variações de estratégia locomotora para a ocupação do estrato arbóreo como a braquiação realizada por primatas que avançam através de um movimento pendular de galho em galho (DeBlase & Martin, 1981; Feldhamer, *et al.*, 1999; Neves, 2003). Outra variação é o lento movimento das preguiças que é possível através de alongados membros anteriores e unhas fortes e recurvadas (DeBlase & Martin, 1981) ou ainda, o planar presente nos colugos como *Dermoptera* (DeBlase & Martin, 1981). Os colugos movem-se nas árvores por locomoção escansorial utilizando suas garras afiadas e curvadas (Vaughan *et al.*, 2011) e para poderem planar, usam dobras de pele que se distendem entre os membros torácicos e pelvianos (Neves, 2003).

O hábito arborícola entre os mamíferos existentes é generalizado e evoluiu independentemente em vários táxons (Alexander, 1992; Nowak, 1999; Kemp, 2005; Hildebrand & Goslow, 2006; Rose, 2006; Karantanis 2017). Entre os metatérios, ele ocorre entre alguns gêneros de diprotodontes (Ordem Diprotodontia), incluindo um canguru secundariamente arbóreo e, principalmente, na maioria dos didelfídeos (Ordem Didelphimorphia) (Hildebrand & Goslow, 2006; Karantanis, 2017). Entre os eutérios, o hábito arborícola está presente na maioria das ordens existentes, sendo a ordem Primates a mais estudada, com escaladores que possuem diversas características morfológicas associadas ao hábito arborícola e, muito possivelmente, de ascendência arbórea (Emmons, 2000; Olson *et al.*, 2004; Soligo & Martin, 2006; Cartmill *et al.* 2007).

Existem ainda, indivíduos arborícolas em outras ordens como a ordem Xenarthra (Taylor, 1985; Toledo *et al.*, 2017); *Dermoptera* (Panyutina *et al.*, 2015); Carnivora especialmente os procionídeos (McClearn, 1992) e viverrídeos (Taylor, 1989); Rodentia, que inclui famílias extensivamente arbóreas (e de origem arbórea)

como Sciuridae (Thorington *et al.* 1997; Essner 2007) e Gliridae (Juškaitis, 2008; Kryštufek, 2010), e ainda, outras famílias com numerosos representantes arbóreos como Anomaluridae, Cricetidae, Erethizontidae, Muridae, Nesomyidae, Platacanthomyidae (Passamani, 2010; Mikula *et al.*, 2016; Pardiñas *et al.*, 2016; Cheng *et al.*, 2017; Karantanis *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2018) e a família Echimyidae que temos como objeto de estudo deste trabalho (Emmons, 2005).

O hábito arborícola e suas adaptações morfológicas correspondentes surgiu mais de uma vez durante a história evolutiva da família Echimyidae, e o hábito terrestre, possivelmente ancestral, foi mantido como uma condição simplesiomórfica em linhagens divergentes (Galewski *et al.*, 2005; Fabre *et al.*, 2013; Courcelle *et al.*, 2019; Tavares & Pessôa, 2020), podendo ser evidenciado na posição filogenética do gênero *Callistomys*, encontrado em filogenias recentes fora do clado arborícola e agrupado com gêneros terrestres e semiaquático, evidenciando que equimiídeos arborícolas seriam parafiléticos (Álvarez *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019).

Na Mata Atlântica, são encontrados três gêneros arborícolas da família Echimyidae, sendo dois deles monotípicos, o rato-do-bambu, *Kannabateomys amblyonyx*, e o rato-do-cacau, *Callistomys pictus*. O terceiro é um gênero mais diverso, *Phyllomys*, abarcando 13 spp. A floresta tropical da Bacia do Amazonas suporta a maior parte da diversidade de equimiídeos, com oito gêneros arbóreos: *Dactylomys*, *Echimyis*, *Isothrix*, *Makalata*, *Mesomys*, *Lonchothrix*, *Toromys* e *Pattonomys* (Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019). Devido à grande diversidade dos equimiídeos e de seus hábitos locomotores, há necessidade de mais estudos sobre a distribuição geográfica, história natural e evolução de vários grupos de roedores equimiídeos (Loss, 2014).

### **1.6.3 Semifossoriais e fossoriais**

O hábito escavador dos mamíferos pode ser dividido entre uma forma fossorial ou uma forma semifossorial (Neves, 2003). Mamíferos fossoriais passam a maior parte de suas vidas no subsolo onde desenvolvem suas atividades e para isso, utilizam uma combinação de estratégias escavatórias (DeBlase & Martin, 1981; Feldhamer, *et al.*, 1999). Por outro lado, os mamíferos semifossoriais escavam exclusivamente para obter alimento ou abrigo mas realizam suas outras atividades na superfície do solo (Neves, 2003). A habilidade de cavar túneis e viver no subsolo evoluiu independentemente, várias vezes em mamíferos, tornando-se altamente desenvolvida em algumas linhagens de marsupiais (e.g. Notoryctidae), soricomorfos

(e.g. Soricidae e Talpidae), afrosoricidas (e.g. Chrysochloridae e Tenrecidae), xenartros (e.g. Dasypodidae) e roedores (e.g. Spalacidae, Heterocephalidae, Bathyergidae, entre outros) (Nevo, 1995; Vaughan *et al.*, 2011; Tavares *et al.*, 2020).

Os mamíferos empregam quatro métodos básicos para romper o solo: escavação por rotação umeral (Hildebrand & Goslow, 2006), raspagem (Stein, 2000), dentes em cinzel (Lessa *et al.*, 1989; Stein, 2000; Hildebrand & Goslow, 2006) ou elevação da cabeça (Nevo, 1979; Hildebrand & Goslow, 2006), dentre estes métodos, os roedores usam mais comumente os três últimos (Stein, 2000; Sehn, 2013). Conseqüentemente, estes métodos convergiram em várias especializações que atendem às necessidades de se movimentar na escuridão dos túneis frequentemente úmidos e com baixa concentração de oxigênio (Stein, 2000; Hildebrand & Goslow, 2006). Entre estas adaptações estão: hipertrofia sensorial táctil e acústica; redução de olhos, orelhas e apêndices; alimentação especializada (herbivoria em roedores e insetivoria em marsupiais e insetívoros) (Sehn, 2013). Porém, as adaptações mais notáveis são as morfofossoriais, que envolvem as estruturas (ossos e musculatura) e função dos dentes incisivos, cabeça, pescoço, membros anteriores e cintura escapular, que compõem as principais estruturas locomotoras e escavadoras (Nevo, 1979; Sehn 2013).

Embora, estas características sejam marcantes, a tuberosidade deltoide de semifossoriais e fossoriais é algo intrigante, pois o úmero de roedores fossoriais e semifossoriais se diferencia muito das demais formas umerais por serem úmeros mais robustos e com uma maior área de superfície articular para estabilização do cotovelo; uma torção do úmero mais acentuada, epicôndilos mais amplos que dão maior vantagem mecânica ao membro anterior e uma tuberosidade deltoide mais proximal (Pirlot, 1976; Morgan & Verzi, 2006; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares *et al.*, 2020). A maior tuberosidade do úmero presente em equimiídeos semifossoriais propicia um aumento nas áreas para fixação de músculos importantes envolvidos na protração, extensão e retração do braço (espinodeltoide, acromiodeltoide e clavodeltoide) e em flexão umeral conferida pelos músculos peitoral maior e peitoral menor (Rabey *et al.*, 2015; Tavares *et al.*, 2020) (Figura 6).

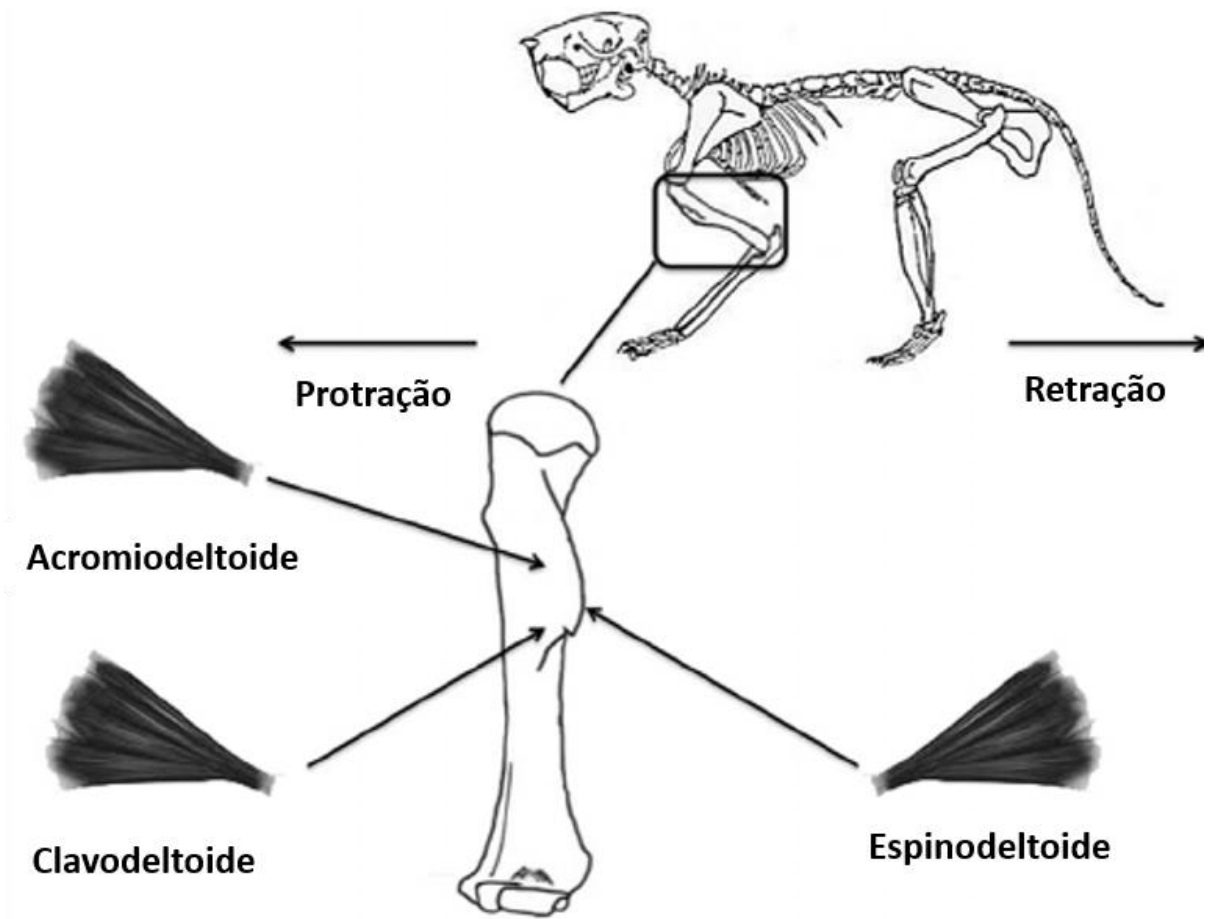


Figura 6. Representação esquemática da localização de fixação dos músculos Espinodeltoide, Acromiodeltoide e Clavodeltoide na tuberosidade deltoide do úmero. Modificado de Rabey *et al.*, (2015).

Dentro da subordem Hystricomorpha encontra-se a superfamília Octodontoidea que é constituída por um grupo de roedores que desenvolve habilidades de escavação altamente especializadas na América do Sul (Morgan & Verzi, 2011; Upham & Patterson, 2012; Tavares *et al.*, 2020). Provavelmente a diversificação desta superfamília começou no Oligoceno (Upham & Patterson, 2012; Verzi *et al.*, 2015, 2016), levando às especializações mais proeminentes em fossorialidade entre os roedores sul-americanos, como observado nos ctenomiídeos, octodontiídeos e, em menor grau, nos equimiídeos (Verzi *et al.*, 2015; Tavares *et al.*, 2020).

Análises filogenéticas recentes com equimiídeos apontam os roedores semifossoriais *Clyomys laticeps* e *Euryzygomatomys spinosus* agrupados com o gênero terrestre *Trinomys* (Upham e Patterson 2012; Verzi *et al.*, 2016; Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017). Atualmente, esses três gêneros estão na subfamília Euryzygomatomyinae, além de táxons fósseis estreitamente relacionados (Verzi *et al.*, 2015; Fabre *et al.*, 2017). Por outro lado, a posição do semifossorial equimiídeo *Carterodon sulcidens* na filogenia dos equimiídeos ainda não está clara (Verzi *et al.*,

2015; Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017). A diversificação de euryzygomatomyine ocorreu principalmente no leste e no centro do Brasil, tanto na floresta quanto em formações abertas (Upham & Patterson, 2012; Verzi *et al.*, 2015; Tavares *et al.*, 2020). Entre as espécies fossoriais, *Euryzygomatomys spinosus* é quase exclusivo do bioma Mata Atlântica (Loss *et al.*, 2015). As outras duas espécies de equimiídeos semifossoriais existentes, *Clyomys laticeps* e *Carterodon sulcidens*, são endêmicas de áreas com vegetação aberta da parte central da América do Sul, como Cerrado e Pantanal (Bezerra *et al.*, 2011; Bezerra & Bonvicino, 2015).

#### **1.6.4 Semiaquáticos**

Da reinvasão do ambiente aquático por vertebrados terrestres derivou a evolução de espécies que demonstram um conjunto de adaptações para natação (Reidenberg, 2007; Fish, 2016). No caso dos mamíferos, estas modificações ocorreram sob forma de, entre outras, corpo fusiforme, membranas interdigitais, cauda larga e frequentemente achatada, franjas densas de pelos na margem das patas e apresentando uma quilha constituída de pelos em sua superfície inferior (Fish, 2000; Neves, 2003; Reidenberg, 2007; Fish, 2016).

Mamíferos semiaquáticos e aquáticos são analisados ainda, quanto à adaptações peculiares que vão desde vocalizações (Reidenberg, 2017), densidade óssea (Rahmat *et al.*, 2020), anatomia ocular (Mass & Supin, 2019), demanda energética (Fish, 2000) e adaptações ao modo locomotor (Fish, 2016). A existência semiaquática é altamente custosa e esses animais, representam modelos intermediários evolutivos entre mamíferos terrestres ancestrais e seus descendentes aquáticos, indicando quais fatores de seleção e quais restrições mecânicas podem ter direcionado a evolução das formas aquáticas mais derivadas (Fish, 2016).

Em mamíferos que desenvolvem a maior parte de suas atividades na água, como focas, leões marinhos e morsas (Odobenidae, Otariidae e Phocidae), as modificações pós-cranianas foram mais rigorosas e abarcam modificações dos membros torácicos em nadadeiras que podem também ser utilizadas para locomoção em terra (Fish, 2000; Neves, 2003; Fish, 2016).

Entretanto, em outros mamíferos semiaquáticos essas adaptações não foram tão severas e para que eles possam se locomover e termorregular no meio aquoso, eles desenvolveram uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, resultando em três modos especializados de natação: oscilação caudal, oscilação peitoral e oscilação pélvica (Fish, 2000; Fish, 2016).

A natação realizada inicialmente, na evolução de mamíferos aquáticos, era aprimorada em um modo de remo baseado em arrasto de baixa eficiência. Este modo de natação surgiu a partir da modificação dos padrões neuromotores associados à marcha característica da locomoção terrestre (Fish, 2016). A evolução dos modos avançados de natação, ocorreu em conjunto com mudanças no controle de flutuabilidade da natação submersa e uma necessidade de aumento no desempenho aquático (Fish, 2016).

Os mamíferos semiaquáticos nadam remando e fazem uso de sua pelagem densa e hidrófoba, porém, ineficiente em comparação com a camada de gordura dos mamíferos aquáticos (Fish, 2000; Reidenberg, 2007). O pelo, ao mesmo tempo em que fornece isolamento e flutuabilidade positiva, incorre em uma alta demanda energética para manutenção e limita a profundidade de mergulho ao invés da gordura que contorna o corpo para reduzir o arrasto, servindo ainda como reserva de energia, sem sofrer perda de flutuabilidade com a profundidade (Fish, 2000; 2016).

Mesmo os equimiídeos possuindo uma ampla diversidade de hábitos locomotores, o único representante semiaquático equimiídeo é *Myocastor coypus*, conhecido como rato-do-banhado. Estudos realizados com este gênero vão desde sua biologia reprodutiva (Hillemann & Gaynor, 1961), comportamento social (Guichón *et al.*, 2003), dentição (Bavaresco *et al.*, 2017), dieta (Espinelli, 2014), coluna vertebral (Machado *et al.*, 2009), parasitologia (Moretti *et al.*, 2001), sistematização arterial (Azambuja *et al.*, 2018) até os diversos trabalhos com sua distribuição geográfica (Özkan, 1999; Carter & Leonard, 2002; Panzacchi *et al.*, 2007; Bueno, 2013; Young-Chae *et al.*, 2019).

## **1.7 A relação entre a escápula e o úmero dos mamíferos e os fatores ambientais**

### **1.7.1 A escápula**

A escápula é um osso plano com contorno triangular, fino e translúcido acima e abaixo da espinha da escápula, embora suas margens, em especial a lateral, seja um pouco mais espessa, localizada na face posterolateral do tórax (Figura 7), superposta à segunda e sétima costelas e está ligada ao tronco pelos músculos peitorais (maior e menor), subclávio e serrátil anterior sem que forme uma articulação verdadeira (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

A escápula é dividida em duas faces: face posterior, onde se encontra a espinha da escápula que separa a fossa supraespinhosa que é lisa e a fossa

infraespinhosa que é côncava e costal, marcada pela fossa subscapular (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

A escápula é dividida ainda em três ângulos e três margens: a partir do ângulo inferior, que é espesso e áspero, é possível observar que a margem medial ou vertebral é voltada para a coluna vertebral e se prolonga até a cartilagem escapular, que apresenta forma de meia-lua e aumenta a área de fixação para os músculos da escápula e absorve choques (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016). A margem lateral também conhecida como cintura axilar, forma a incisura escapular na altura do colo da escápula, onde se situa o nervo escapular e termina no ângulo lateral da escápula (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016). Finalmente, a margem superior é marcada por diversas ondulações para a fixação do músculo tríceps braquial sob o ângulo superior, sendo a mais fina e mais curta das três margens (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

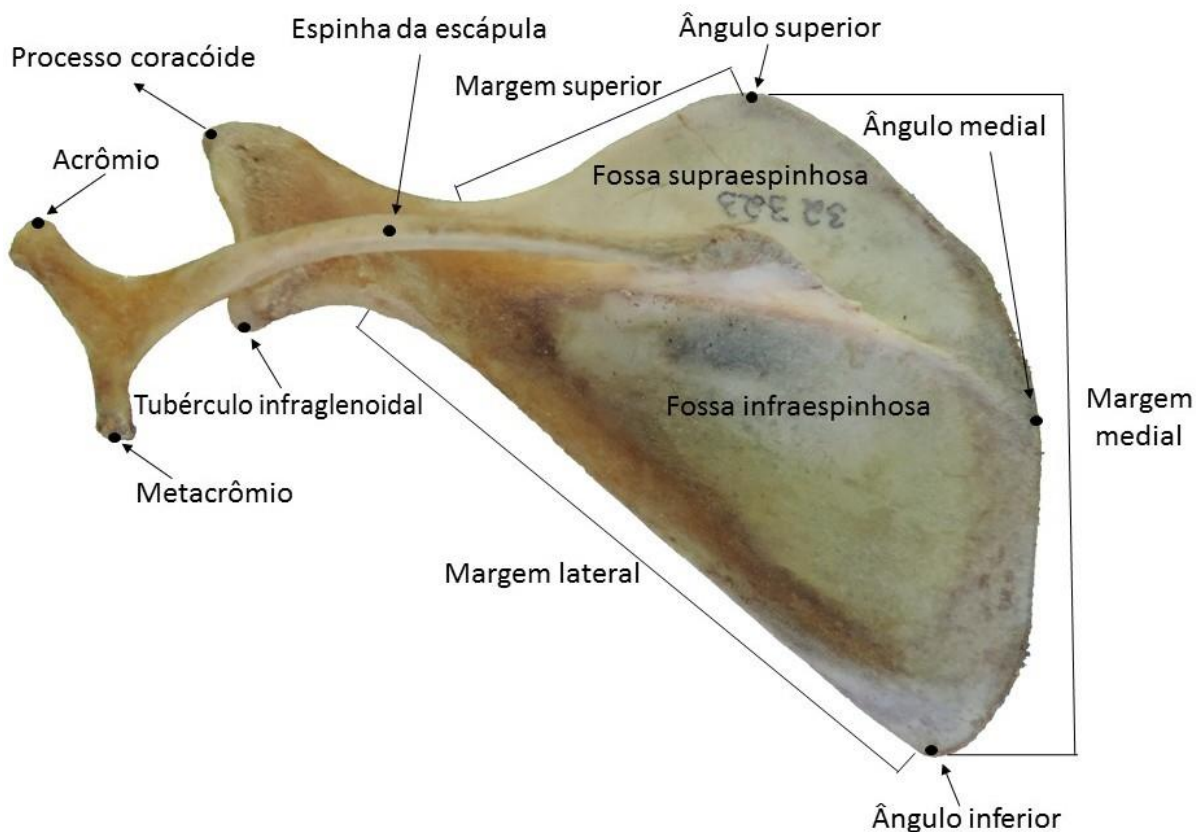


Figura 7. Escápula de um rato do banhado, *Myocastor coypus* (MZUSP 32323).

A escápula dos mamíferos eutérios possui adaptações morfológicas únicas entre os tetrápodes, aparentemente com uma origem evolutiva única (Sereno & McKenna, 1995). Na evolução da escápula euteriana, quando comparada com a condição mais generalizada dos tetrápodes, as seguintes mudanças são observadas: o procoracóide e a interclavícula foram perdidos, o coracóide é reduzido e fusionado



na escápula, a parte glenóide da escápula aponta ventralmente ao invés de ser lateralmente, e a escápula possui os novos recursos de uma espinha escapular e fossa supraespinhosa (Jenkins & Weijs, 1979; Seckel & Janis, 2008). A escápula possui uma superfície lateral dividida por uma espinha em duas fossas, o que constitui um importante caráter taxonômico (Sánchez-Villagra & Maier, 2002). Apesar da simplicidade estrutural aparente, ela tem sido considerada uma estrutura morfológica complexa, com diferentes pontos de ossificação, de uma forma simultaneamente influenciada por exigências mecânicas, restrições filogenéticas e de desenvolvimento (Monteiro & Abe, 1999; Astúa, 2009).

A escápula é utilizada em diversos estudos com diferentes propósitos, a saber: convergências na escápula de roedores equimiídeos terrestres, semiaquáticos e semifossoriais (Seckel & Janes, 2008; Tavares *et al.*, 2020); o tamanho da escápula em xenartros (Monteiro & Abe, 1999) e em cetáceos (Smith *et al.*, 1994); a forma e a biomecânica escapular de gorilas (Taylor, 1997); a forma escapular de tatus (Monteiro, 2000), macacos (Youlatos, 2000), ruminantes (Lilje *et al.*, 2003) e felinos (Zhang *et al.*, 2012). Para a compreensão desta estrutura foram utilizadas técnicas como morfometria geométrica (Morgan, 2009), cinemática (Rocha-Barbosa *et al.*, 1996b; Rocha-Barbosa *et al.*, 2005) e análise minuciosa de escápulas fósseis (Fernández *et al.*, 2000).

Estudos cinemáticos em pequenos mamíferos demonstraram que a escápula é o componente mais propulsivo do membro anterior (Schmidt & Fischer 2000; Fischer *et al.*, 2002; Lilje *et al.*, 2003). Ideias anteriores derivadas de estudos de locomoção em cavalos pressupõem uma redução do movimento da escápula com o aumento do tamanho do corpo (Back *et al.*, 1993). Um estudo locomotor mostrou que a amplitude rotacional da escápula de mamíferos de tamanho médio (*Capra hircus*) é comparável à dos pequenos mamíferos (Lilje & Fischer, 2001).

Assim como muitos ossos, a escápula é uma estrutura que tem como finalidade principal a fixação de diversos músculos, sendo amplamente estudada com o intuito de avaliar se a escápula evoluiu como uma unidade integrada ou como uma coleção de partes distintas (Swiderski, 1993; Morgan, 2009). Desta maneira, pode-se esperar que toda a escápula evolua como uma unidade única ou se as várias áreas de fixação muscular evoluíram como várias unidades menores (Swiderski, 1993).

As tendências para uma forma única na morfologia escapular associadas à funcionalidade ecomorfológica da escápula são vistas da seguinte forma, conforme o hábito locomotor: arborícolas possuem grandes escápulas na direção crânio caudal e



a superfície de articulação com o úmero mais robusta com uma espinha relativamente alta e o acrômio largo (Neves, 2003; Ejzykowicz, 2011); cursoriais: apresentam grandes dimensões para a fossa infraespinhosa e para a espinha escapular (Neves, 2003; Ejzykowicz, 2011); escansoriais: possuem escápulas estreitas no sentido crânio caudal, processo coracóide robusto e espinha escapular levemente baixa (Neves, 2003; Ejzykowicz, 2011); fossoriais: possuem espinha da escápula acentuada, com um acrômio alongado, um coracóide mais robusto e acentuado (Monteiro & Abe, 1999; Neves, 2003; Ejzykowicz, 2011); semiaquáticos: apresentam grandes dimensões escapulares (Neves, 2003; Ejzykowicz, 2011).

É importante salientar que a escápula é particularmente adequada para estudos ecomorfológicos e de evolução morfológica, porque pode ser facilmente quantificada morfometricamente, e ainda, porque contém uma abundante variação pertinente à ecologia e à filogenia (Astúa, 2009). Um grupo interessante para estudar padrões ecomorfológicos quanto à escápula é a família Echimyidae por incluir diversos gêneros com distintos hábitos locomotores. A escápula de roedores equimiídeos já foi utilizada em estudos com caviomorfos. Porém, ainda não foram comparadas entre escápulas de gêneros muito menos entre as diversas espécies da família Echimyidae (Seckel & Janes, 2008; Morgan, 2009).

### **1.7.2 O úmero**

O úmero, maior osso do membro anterior, articula-se com a escápula na articulação do ombro e com o rádio e a ulna na articulação do cotovelo e tem uma função fundamental na movimentação do membro torácico. Sua superfície é modelada de forma característica pela fixação de músculos e tendões, os quais levam ao desenvolvimento de protuberâncias e sulcos ósseos proeminentes (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

O úmero pode ser dividido em três partes básicas independente das modificações das características de cada espécie: a extremidade proximal com a cabeça do úmero e tubérculos, o corpo do úmero com a tuberosidade deltoide e a extremidade distal com o côndilo do úmero (Figura 8).

A cabeça do úmero separa-se do corpo do úmero por um colo bem definido, onde o tubérculo maior situa-se na margem lateral da cabeça do úmero, enquanto o tubérculo menor situa-se no sentido craniomedial. Ambos são separados pelo sulco bicipital ou intertubercular, por onde corre o tendão de origem do músculo bíceps braquial (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

O corpo do úmero é a parte média (diáfise) do úmero. O amplo sulco do nervo radial, que forma uma espiral sobre a face lateral do corpo, confere uma aparência característica ao corpo do úmero, ao redor do qual passam o músculo braquial e o nervo radial (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016). A tuberosidade deltoide localiza-se na face lateral do corpo do úmero, onde se fixa o músculo deltoide e se prolonga distalmente como a crista do úmero que é uma linha rugosa, que propicia a fixação para o músculo tríceps braquial, que se curva desde a tuberosidade deltoide proximalmente até a inserção do músculo redondo menor distalmente (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016).

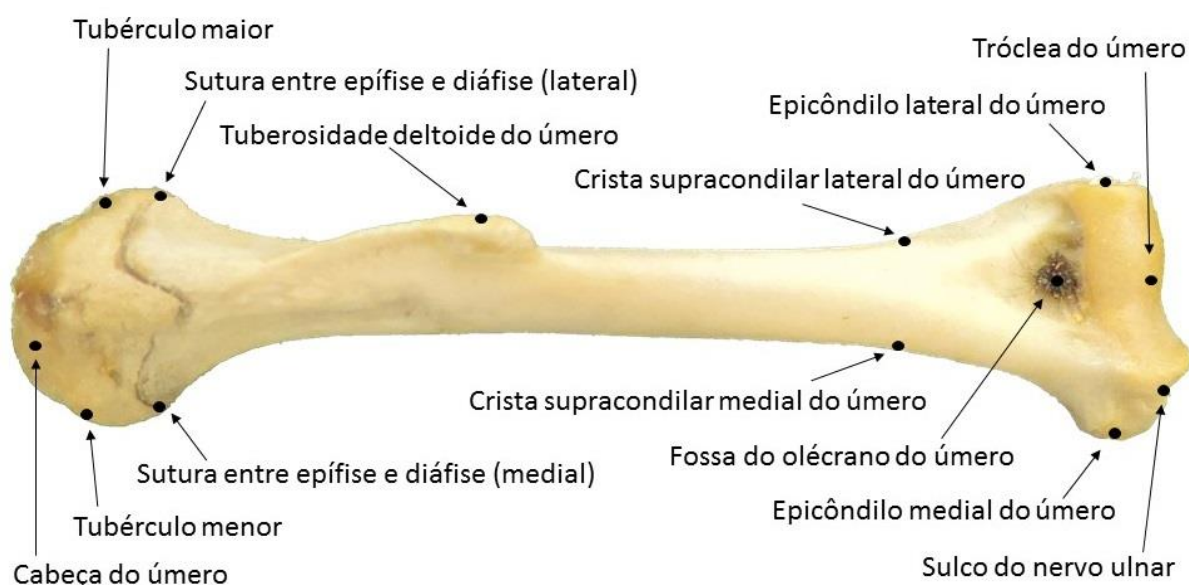


Figura 8. Úmero de rato do bambu, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19886).

Na extremidade distal do úmero está o côndilo do úmero, o qual se posiciona em ângulo reto com o eixo do corpo do úmero e que inclui a tróclea, o capitúlo e as fossas do olécrano (Moore *et al.*, 2014; König & Liebich, 2016), regiões estas que estão envolvidas com a locomoção da região do cotovelo. Essa morfologia umeral também afeta a amplitude da mobilidade dianteira e traseira do cotovelo e do antebraço, o que é importante para inferir movimentos e posicionamento do membro anterior (Rose, 1993; Egi *et al.*, 2007; Youlatos *et al.*, 2012).

Muitos ossos longos, como o úmero dos mamíferos, conservam um grau de curvatura (Drapeau *et al.*, 2005; Jade *et al.*, 2014). Essa curvatura óssea, é em alguns casos, inversamente proporcional como entre mamíferos arborícolas e terrestres, portanto, tem sido objeto de pesquisa e discussão por mais de 50 anos (Henderson *et al.*, 2017). Henderson *et al.*, (2017) evidencia que algumas alterações do úmero estão ligadas a alterações oriundas da especialização locomotora de outras estruturas

como por exemplo da ulna, demonstrando ainda, que a curvatura do úmero está intrinsecamente relacionada à carga habitual e principalmente ao hábito locomotor onde podem ser notadas diferenças na curvatura do úmero e da ulna, entre animais com hábitos locomotores arborícolas e terrestres (Figura 9). Além disso, a morfologia umeral e as inserções musculares relacionadas ao úmero, revelam direção, frequência e intensidade do estresse funcionalmente associado a padrões locomotores de membros anteriores durante a locomoção (Jablonski *et al.* 2002; Ruff, 2002; Youlatos *et al.*, 2012).

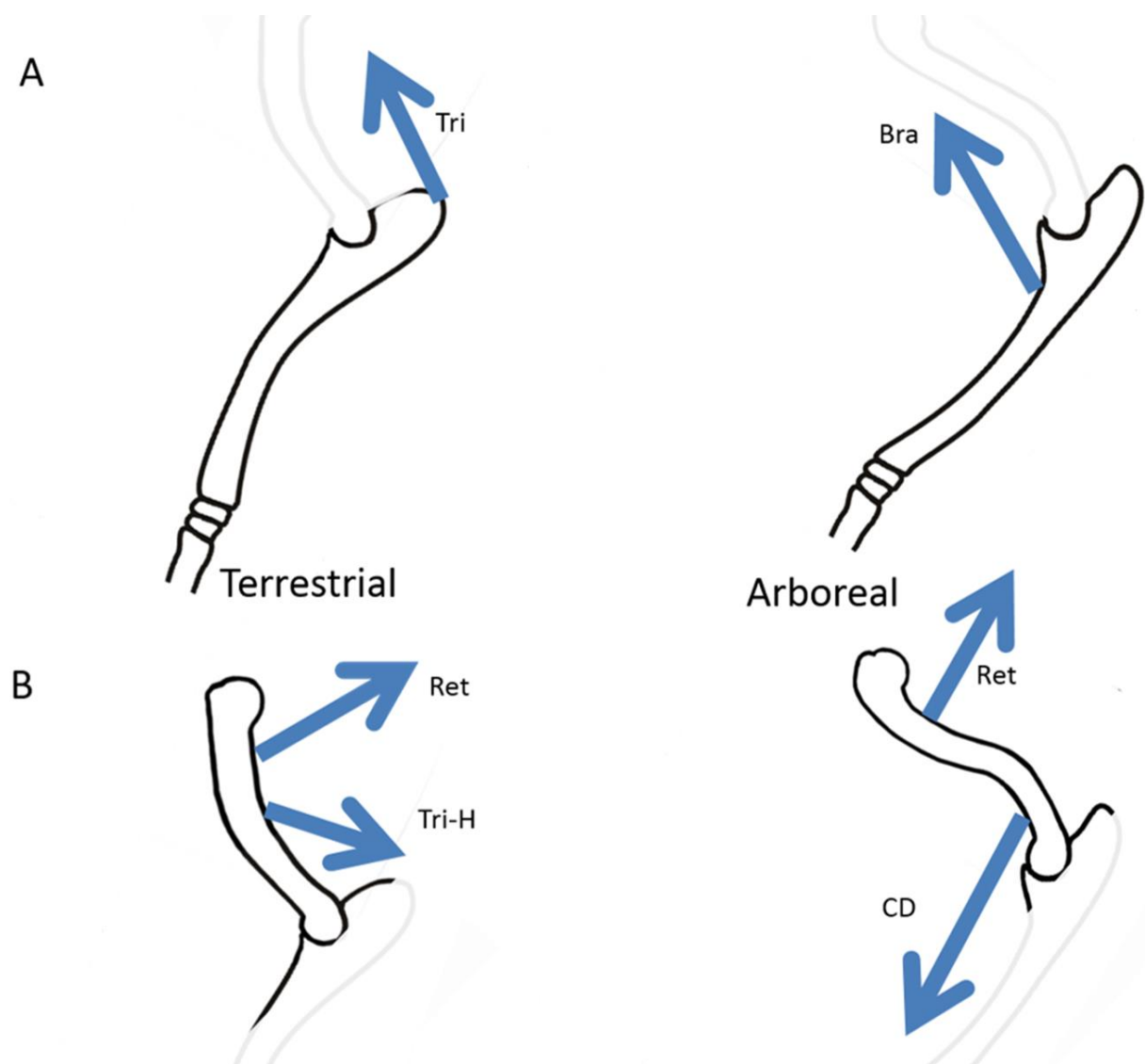


Figura 9. Cargas musculares habituais relacionadas à curvatura ulnar e umeral. (A) mostra as curvaturas típicas da ulna em espécies terrestres e arbóreas. (B) mostra as curvaturas típicas do úmero em espécies terrestres e arbóreas. Em cada caso, os músculos propostos para serem habitualmente ativos são indicados: Tri, tríceps; Bra, braquial; Ret, afastadores de membros anteriores; Tri-H, cabeças do tríceps umeral; CD, flexores e extensores carpais e digitais (o comprimento das setas não tem significado; Henderson *et al.*, (2017).

O úmero é fundamental na interpretação das conformações locomotoras e posturais, pois fica entre as articulações do ombro e do cotovelo, que determinam os movimentos e a posição do membro anterior em relação a vários suportes (Youlatos *et al.*, 2012). Assim, muitas características da proximidade umeral como a forma da cabeça do úmero, a forma e o posicionamento das tuberosidades e as inserções musculares associadas ao úmero, refletem a amplitude de movimentos do ombro que são fundamentais na reconstrução dos padrões locomotores (Wright *et al.*, 2007; Youlatos *et al.*, 2012). O úmero, é talvez, o osso que contém a maior quantidade de modificações funcionais adaptativas (Szalay & Sargis, 2001; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013). Os ossos longos dos roedores caviomorfos como o úmero, embora bastante generalizados, são relevantes para a distinção de alguns dos principais hábitos locomotores, particularmente nas espécies fossoriais e cursoriais (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Elissamburu & de Santis, 2011; Tavares *et al.*, 2020).

As tendências para uma forma única na morfologia umeral associadas à funcionalidade ecomorfológica do úmero são vistas da seguinte forma, conforme o hábito locomotor.

Arborícola: Úmero comprido e estreito; com ambas tuberosidades mais baixas do que a cabeça do úmero, entretanto, a tuberosidade menor é mais alta em relação a tuberosidade maior; cabeça do úmero hemisférica (arredondada); fossa do olécrano fechada; sulco bicipital claramente definido; capítulo esférico; tuberosidade deltoide grande e distalmente estendida; crista epicondilar lateral estendida; entepicôndilo medialmente protruso; epicôndilo lateral extenso; epicôndilo medial bem desenvolvido e longo; extremidade distal do úmero ampla; tróclea desenvolvida mais anteriormente do que posteriormente, bem separada do capítulo e médio-lateralmente larga e rasa (Argot, 2001; Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013; Salton & Sargis, 2008);

Fossorial: Úmero robusto, curto e largo; epífises proximal e distal relativamente mais amplas, apesar de serem pronunciadas; tuberosidade maior mais estendida em relação à tuberosidade menor; tuberosidade deltoide bem desenvolvida; entepicôndilo mais amplo; cabeça do úmero elíptica; diâmetro umeral relativamente maior comparado a mamíferos com outros hábitos locomotores; eixo médio amplo; epicôndilo lateral e medial ampliado; sulco bicipital bem formado em túnel; epicôndilo medial alongado; ponta da tuberosidade deltoide mais espessa (Bikinevicius, 1993;

Coutinho *et al.*, 2013; Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013; Salton & Sargis, 2008).

Terrestre: Úmero mais longo e estreito com epífises distais estreitas; cabeça do úmero alongada; capítulo em forma de fuso; epicôndilo medial baixo; fossa coronóide profunda; fossa do olécrano profunda; sulco bicipital pouco formado; tróclea mais côncava posteriormente e contínua com o capítulo; ambas tuberosidades são mais baixas do que a cabeça do úmero, entretanto, a tuberosidade menor é mais alta em relação à tuberosidade maior (Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013; Salton & Sargis, 2008).

Semiaquático: Cabeça do úmero alongada; epífises amplas, especialmente o entepicôndilo e um processo deltoide distalmente estendido. (Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013).

Existe na literatura, estudos que utilizaram os ossos longos de diversos roedores caviomorfos (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Morgan & Verzi, 2006; Weisbecker & Schmid, 2007; Candela & Picasso, 2008; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Elissamburu & de Santis, 2011; Rocha-Barbosa & Casinos, 2011; Morgan & Álvarez, 2013). Entretanto, faltam ainda mais estudos, particularmente com roedores semiaquáticos, assim como foram feitos para roedores arborícolas (Candela & Picasso, 2008). Além disso, devem ser realizados mais trabalhos para compreender especificamente as variações da forma em estruturas pós-cranianas gerais como foi realizado especificamente para roedores cursoriais (Rocha-Barbosa *et al.*, 2005; Rolian, 2008), fossoriais e semifossoriais (Steiner-Souza *et al.*, 2010; Tavares *et al.*, 2020).

### **1.8 A morfometria geométrica e suas aplicações**

A morfometria geométrica é um meio de quantificação da morfologia através de modelos matemáticos e métodos estatísticos, que objetivam avaliar a variação do formato, podendo ser conceituada como uma fusão entre a geometria e a biologia, compreendendo o estudo da forma em um espaço bi ou tridimensional, que permite a investigação, em profundidade, de mudanças morfológicas (Molen *et al.*, 2007). A morfometria geométrica pode ser conceituada ainda como, o estudo estatístico das mudanças e variações no formato e no tamanho, sendo então aplicada a geometria, a estatística e a biologia, (Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2004). Em especial, a morfometria geométrica considera simultaneamente várias

características de uma estrutura corporal complexa, ou seja, permite um estudo estatístico multivariado das estruturas anatômicas (Monteiro & dos Reis, 1999).

Monteiro & dos Reis, (1999), apontam que somente nos anos 1980 foi criada uma metodologia relevante que sintetizasse descrições geométricas com análises estatísticas. No final dos anos 1980 e início dos 1990, ocorreram progressos teóricos e computacionais que modificaram o modo de quantificar as estruturas e analisar os dados obtidos, destacando-se os métodos que consideravam a geometria da estrutura estudada, preservando a informação ao longo das análises (Adams *et al.*, 2004). Ainda nos anos 1990, sucedeu um acréscimo no uso destas técnicas morfométricas, sendo os principais responsáveis Fred. L. Bookstein que lançou em sua principal publicação (Bookstein, 1991) o estudo de padrões de formato (tamanho + forma), através de uma nova classe de métodos de aquisição e análise de formas (descritores homólogos) que independentemente do tamanho, quantifica e distingue variações locais e globais das deformações geométricas tornando-se uma das principais bases para estudos morfométricos, e ainda, Rohlf & Marcus (1993) com seu artigo intitulado “*A revolution in morphometrics*”. Rohlf contribuiu ainda, para a popularização da morfometria geométrica, com os diversos programas, utilizando a técnica TPS (Thin Plate Spline) para estudos com morfometria geométrica muito utilizados até hoje.

Fazendo um contrapondo à morfometria linear (tradicional), a morfometria geométrica funciona como uma ferramenta descritora e localizadora das mudanças das formas e, posteriormente, representando-as graficamente (Rohlf & Marcus, 1993, Astúa *et al.*, 2015). A morfometria geométrica propõe o estudo das variações na forma e no tamanho da estrutura de interesse a partir do deslocamento no plano (2D) ou no espaço (3D) de coordenadas de pontos anatômicos morfológicos – *landmarks* (Rohlf & Marcus, 1993). A descrição das formas pode ser feita de duas maneiras: estabelecendo pontos anatômicos (*landmarks*), usando como referência estruturas homólogas, ou através da análise do contorno de estruturas (*semilandmarks*). Esses pontos anatômicos são atribuídos de modo a criar uma correspondência entre as formas (homologia biológica) e não necessariamente apresentam simplesmente suas próprias localizações, como precisamente necessitam ser em todos os outros exemplares da amostra (Mitteroecker & Gunz, 2009). A relação espacial em duas ou três dimensões (coordenadas) dessas *landmarks* se conserva ao longo de toda a análise, possibilitando recuperar com grande precisão a forma e o tamanho da estrutura analisada.

Para a análise da forma, geralmente é realizada uma sobreposição de Procrusto e, posteriormente, uma análise de componentes principais (ACP) e variáveis canônicas (AVC) que excluem a variação do tamanho isométrico e definem a variação real da forma analisada (Monteiro & dos Reis, 1999). Para a definição de tamanho é utilizado o vetor tamanho do centroide que é determinado pela raiz quadrada da soma dos quadrados das distâncias de cada ponto anatômico do centroide na configuração total (Rohlf, 1993).

Conforme a morfometria geométrica avançava, surgia o interesse na utilização desse método para auxiliar a resolução de problemas envolvendo sistemática filogenética. Dessa forma, começou um debate sobre a legitimidade do uso da morfometria geométrica na aquisição de dados para uma reconstrução filogenética (Roth & Mercer, 2000). Alguns trabalhos utilizaram dados morfométricos que auxiliaram a construção de filogenias (Morgan, 2009; Álvarez *et al.*, 2011; Smith & Hendricks, 2013; Martín-Serra *et al.*, 2014; Hulme-Beaman *et al.*, 2019; McIntosh & Cox, 2019; Netto & Tavares, 2021). Tais estudos codificam características quantitativas em estados discretos. Isso é possível se houver um forte sinal filogenético (Cole *et al.*, 2003) nos dados morfométricos, ou seja, se os táxons mais próximos apresentarem forma mais semelhante entre si do que os outros não-relacionados (Virginio-Fonseca, 2018). A força do sinal filogenético é refletida no grau de congruência entre o fenograma morfométrico e a árvore filogenética conhecida de um dado grupo de táxons (MacLeod & Forey, 2002; Virginio-Fonseca, 2018).

Devido a estas características, a morfometria geométrica tem sido uma importante ferramenta e vem sendo utilizada na investigação de espécies morfologicamente similares, e ainda, no estudo da sistemática, evolução, biogeografia e morfologia de mamíferos (Astúa *et al.*, 2015). Em caviomorfos, as estruturas mais comumente utilizadas para análises com morfometria geométrica são o crânio e o úmero, pois além de serem estruturas de fácil aquisição nas coleções em relação a outras estruturas, suas *landmarks* são de fácil marcação, sendo ideais para comparações morfométricas (Nicola *et al.*, 2003; Morgan & Verzi, 2006; Fernandes *et al.*, 2009; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013; Carvalhaes *et al.*, 2019). Na literatura existem estudos que indicam ser possível identificar gênero e espécie de roedores caviomorfos através da morfometria geométrica (Fornel *et al.*, 2018; Carvalhaes *et al.*, 2019).

## 2. JUSTIFICATIVA

A família Echimyidae possui um histórico taxonômico problemático com diversos gêneros propostos e não mais usados (Uphan & Patterson, 2015). Atualmente, são reconhecidos 25 gêneros para esta família e em alguns destes gêneros, ainda existem lacunas taxonômicas entre as relações filogenéticas notadamente: *Isothrix*, *Makalata*, *Phyllomys*, *Proechimys*, *Thrichomys* e *Trinomys* (Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019). A diversidade comportamental, ecológica, fisiológica e morfológica presente na família Echimyidae torna esta linhagem adequada para investigações quanto às adaptações em resposta às mudanças ambientais (Uphan & Patterson, 2015; Vassallo & Antenucci, 2015). Desta forma, visamos elucidar as interações entre funcionalidade e a evolução das formas na região pós-craniana em um contexto filogenético, e para isso, utilizamos a escápula e o úmero como objetos de estudo. Assim, fazendo uso da morfometria geométrica, investigamos como as semelhanças morfológicas e as relações evolutivas estão associadas à ecomorfologia de diferentes roedores equimiídeos, auxiliando na compreensão de como os equimiídeos adquiriram a sua forma atual (Morgan, 2009; Carvalhaes *et al.*, 2019; Netto & Tavares *et al.*, 2021).

Desta forma, esta associação torna-se fundamental no estudo da biodiversidade e ecomorfologia dos roedores caviomorfos, uma vez que fornece informações evolutivas necessárias para diversos táxons e interpretação de seus resultados (Morgan & Álvarez, 2013; Tavares & Pessôa, 2020). Espera-se que este estudo morfológico deva estar integrado a outras áreas biológicas como a paleontologia e a sistemática filogenética por fornecerem evidências sobre a evolução dos organismos e outras áreas como biomecânica, fisiologia, ecologia e etologia que ampliam o conhecimento de como a estrutura está relacionada ao ambiente, (Wainwright & Reilly, 1994; Hildebrand & Goslow, 2006). Espera-se ainda, que as variações mecânicas e as variações gerais refletidas na morfologia pós-craniana, acrescentem consideravelmente as perspectivas na compreensão de como equimiídeos adquiriram sua atual morfologia pós-craniana.



### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo principal**

Avaliar a história evolutiva pós-craniana e a influência dos hábitos locomotores sobre a variação fenotípica de equimiídeos, em um contexto filogenético.

#### **3.2 Objetivos específicos**

(1) Caracterizar a morfologia pós-craniana de gêneros da família Echimyidae e avaliar se as diferenças das formas escapulares e umerais destes roedores estão ligadas a fatores evolutivos convergentes, quantificando essas variações por morfometria geométrica e sinal filogenético.

(2) Descrever a complexidade morfológica da escápula e do úmero.

(3) Saber qual fator (ecomorfológico ou filogenético) está mais relacionado à forma atual das estruturas analisadas.

## **CAPÍTULO 1**

# **FATORES FILOGENÉTICOS, ALOMÉTRICOS E ECOLÓGICOS QUE AFETAM A VARIAÇÃO MORFOLÓGICA NA ESCÁPULA E NO ÚMERO DE RATOS DE ESPINHOS (RODENTIA: ECHIMYIDAE)**

## INTRODUÇÃO

Locomoção é uma habilidade fundamental dos animais, necessária para uma ampla variedade de ações, como forragear, procurar parceiros ou abrigo e escapar de predadores. A locomoção pode assumir várias formas, dependendo do ambiente, incluindo nadar, rastejar, caminhar, bem como alguns mecanismos mais idiossincráticos, como pular, braquiar e cavar (Ijspeert, 2002). Uma vez que a variação no desempenho dessas ações afeta diretamente a aptidão dos indivíduos, espera-se que a seleção natural atue em quaisquer características fenotípicas relacionadas à locomoção (Irschick & Garland, 2001; Orr, 2009). Por causa disso, o estudo da locomoção sempre desempenhou um papel significativo nas discussões sobre adaptação (Bennett & Huey, 1990; Garland & Losos, 1994; Dickinson *et al.*, 2000; Irschick & Garland, 2001; Pough *et al.*, 2008; Shaw, 2020). Em uma escala microevolutiva, essas discussões ajudaram a entender as causas e consequências da variação individual no movimento animal (Scales & Butler, 2016; Shaw, 2020), enquanto em uma escala macroevolutiva, esses estudos ajudaram a elucidar as relações entre a forma das estruturas e suas funções (Irschick & Garland, 2001; Scales & Butler, 2016), esclarecendo a origem e diversificação de hábitos locomotores especializados.

A evolução de hábitos locomotores distintos de um ancestral generalista ocorre por meio da seleção natural, resultando em melhor uso dos recursos ambientais disponíveis e divisão de nicho. Estima-se que a locomoção terrestre e generalista estava presente no ancestral dos roedores (Lovegrove & Mowoe, 2014; Hedrick *et al.*, 2020), o maior grupo de mamíferos vivos, e assim permaneceu na maioria de seus descendentes (Galewski *et al.*, 2005; Hedrick *et al.*, 2020). Consequentemente, e também devido à sua pequena massa corporal, a maioria dos roedores, especialmente murídeos, têm apenas sutis especializações morfológicas para diferentes estratégias de locomoção (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Weisbecker & Schmid, 2007; Coutinho *et al.*, 2013; Coutinho & Oliveira, 2017; Hedrick *et al.*, 2020). Por outro lado, algumas linhagens adquiriram hábitos especializados, sendo como exemplos extremos o voo em esquilos voadores (Pteromyini) e esquilos de cauda escamosa (Anomaluridae), escavação em ratos-toupeira (Bathyergidae), nado em castores (Castoridae) e comportamento de salto em ratos canguru (Dipodomysinae). Em todos esses casos extremos a aquisição de especializações locomotoras foi associada à origem de acentuadas adaptações comportamentais, fisiológicas e / ou

morfológicas (Irschick & Garland, 2001; Edut & Eilam, 2003; Samuels & Van Valkenburgh, 2008).

A seleção natural também parece ter desempenhado um papel crucial na diversificação locomotora dos caviomorfos, os primeiros roedores a colonizar a América do Sul, no Eoceno Médio, quando este continente foi isolado dos outros (Antoine *et al.*, 2012; Boivin *et al.*, 2018; Arnal *et al.*, 2020). Nestes animais, diferentes estruturas ósseas exibem sinais de adaptação aos nichos locomotores, como crânio, mandíbulas, vértebras, úmeros, carpos, metacarpos, pelve, fêmures, tarsos e metatarsos (Morgan & Verzi, 2011; Morgan & Álvarez, 2013; Candela *et al.*, 2017; Carvalhaes *et al.*, 2019; Tavares & Pessôa, 2020; Álvarez *et al.*, 2021; Netto & Tavares, 2021). É notável que nos caviomorfos, as adaptações morfológicas do esqueleto apendicular às diferentes estratégias de locomoção tornaram-se expressivamente mais pronunciadas do que nos murídeos,

Além de refletir especializações funcionais (Smith & Savage, 1955; Hildebrand & Goslow, 2006; Polly, 2007; Tague, 2020), parte da variação na forma do esqueleto apendicular deve ser explicada por sua história filogenética (Morgan, 2009; Morgan & Álvarez, 2013; Martín-Serra *et al.*, 2014; Gaudioso *et al.*, 2020). É importante considerar que o componente filogenético da variação morfológica não carrega necessariamente traços adaptativos e pode ser o resultado de evolução neutra (Duret, 2008; Kern & Hahn, 2018). Além disso, o tamanho do corpo e / ou o tamanho da estrutura óssea também podem explicar alguma variação na forma, por causa de restrições alométricas conservadas evolutivamente ou rearranjos estruturais necessários para suportar o peso corporal (Milne *et al.*, 2009; Campione & Evans, 2012; Walmsley *et al.*, 2012; de Oliveira & Santos, 2018). Portanto, assim, é útil comparar formas em organismos não relacionados que compartilham estratégias semelhantes de uso do ambiente devido à convergência evolutiva. Esta abordagem, quando considerada a história filogenética das linhagens investigadas, tem apoiado estudos ecomorfológicos, uma vez que elucida as associações evolutivas entre as formas, suas propriedades funcionais e suas interações com o meio ambiente (Galewski *et al.*, 2005; Fabre *et al.*, 2013a; Álvarez *et al.*, 2017; Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019)

Dada sua extensa diversidade taxonômica e evolução morfológica díspar, devido a diferentes hábitos locomotores e disponibilidade de uma estrutura filogenética razoável com base em dados moleculares (Fabre *et al.*, 2013a; 2017; Álvarez *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019), torna a família Echimyidae Gray, 1825

(ratos de espinho, nutria e hutias) um excelente grupo de caviomorfos para investigar especializações morfológicas no esqueleto apendicular (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Seckel & Janis, 2008; Morgan, 2009; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares *et al.*, 2020). Existem aproximadamente 100 espécies e 32 gêneros de equimiídeos vivos (Lacher *et al.*, 2016; Burgin *et al.*, 2018; Emmons & Fabre, 2018), atualmente divididos em quatro subfamílias: Capromyinae Smith, 1842 (exclusivamente caribenhos), Carterodontinae Courcelle *et al.*, 2019, Euryzygomatomyinae Emmons, 2005 e Myocastorini Ameghino, 1902 (Courcelle *et al.*, 2019). Equimiídeos continentais (todas as linhagens, exceto Capromyinae) provavelmente evoluíram para hábitos arbóreos e semifossoriais duas vezes cada, bem como uma vez para o hábito semiaquático. O presumível hábito terrestre ancestral permaneceu como simplesiomórfico em duas linhagens existentes (Galewski *et al.*, 2005; Fabre *et al.*, 2013a; Courcelle *et al.*, 2019). Além disso, um clado pode explorar substratos arbóreos e arbustivos e escalar rochas, bem como mover-se frequentemente no solo, o que costuma ser classificado como escansorial (Neves, 2003; Hildebrand & Goslow, 2006; Weisbecker & Schmid, 2007; Karantanis, 2017). Tem sido apontado que a evolução desses diferentes modos de locomoção no Mioceno, especialmente a aquisição do hábito arbóreo, foi um fator chave na origem da notável riqueza de espécies de equimiídeos, pois permitiu o acesso a uma ampla gama de recursos ecológicos, anteriormente não utilizados por outros roedores na América do Sul, exceto eretizontídeos (Fabre *et al.*, 2013a).

Geralmente, entre os mamíferos, o esqueleto apendicular escapular concentra algumas das estruturas osteológicas que refletem mais intensamente as especializações locomotoras (Szalay & Sargis, 2001; Poly, 2007; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013; Pérez *et al.*, 2021). Estudos anteriores sobre caviomorfos, incluindo alguns gêneros de equimiídeos, mostram que a morfologia de parte de seus membros anteriores, especificamente úmero, ulna, carpais e metacarpais (Morgan & Álvarez *et al.*, 2013; Tavares *et al.*, 2020; Candela & Picasso, 2008; Morgan & Verzi, 2011), carrega fortes especializações associadas a diferentes hábitos locomotores. Ao contrário, a forma das escápulas dos caviomorfos reflete principalmente a história filogenética da espécie, sem evidências de especializações funcionais marcadas (Morgan, 2009).

No presente estudo, nosso principal objetivo foi entender como fatores históricos, alométricos e funcionais associados à locomoção moldaram a evolução da morfologia da escápula e do úmero ao longo da diversificação filogenética e ecológica de Echimyidae. Indiretamente, nossa investigação será um recurso para estudos que

requeiram marcadores funcionais e filogenéticos na morfologia do esqueleto pós-craniano de equimiídeos, com potencial utilidade para outros caviomorfos e roedores.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Espécimes examinados

Para este estudo, capturamos imagens de um total de 186 escápulas e 181 úmeros de 236 equimiídeos, pertencentes a 38 espécies, distribuídas em 15 gêneros de equimiídeos (Figura 1, Apêndice 1). Todas as partes dos espécimes analisados estavam intactas e sem danos ou anormalidades que pudessem impedir a digitalização dos marcos anatômicos. Como nenhuma das estruturas utilizadas apresenta dimorfismo sexual em roedores (Coutinho *et al.*, 2013; Coutinho & Oliveira, 2017) agrupamos indivíduos de ambos os sexos em todas as análises. Foram utilizados apenas indivíduos adultos, todos identificados por apresentarem o quarto pré-molar e os três molares irrompidos, evitando-se a inclusão de variação ontogenética (Pessôa & Reis, 1991; Leite, 2003; Tavares & Pessôa, 2010; Tavares *et al.*, 2016). As espécies examinadas foram alocadas em cinco hábitos locomotores (terrestre, semifossorial, semiaquático, arbóreo e escansorial) de acordo com a literatura (Galewski *et al.*, 2005; Hannibal *et al.*, 2019; Fabre *et al.*, 2013a; Emmons *et al.*, 2015a). Embora alguns autores classifiquem o gênero *Thrichomys* Trouessart, 1880 como terrestre (Galewski *et al.*, 2005; Neves & Pessôa, 2011; Olivares *et al.*, 2012; Tavares *et al.*, 2018; Carvalhaes *et al.*, 2019; Courcelle *et al.*, 2019), nós o consideramos como escansorial, seguindo outros estudos (Lacher & Alho, 1989; Weisbecker & Schmid, 2007; Patterson & Velasco, 2008), e porque *Thrichomys* também foi capturado em árvores (Hannibal *et al.*, 2019). Os espécimes examinados estão depositados nas coleções do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (LABPMR), do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e da Universidade Federal da Paraíba (UFPB) (Appendix 1).

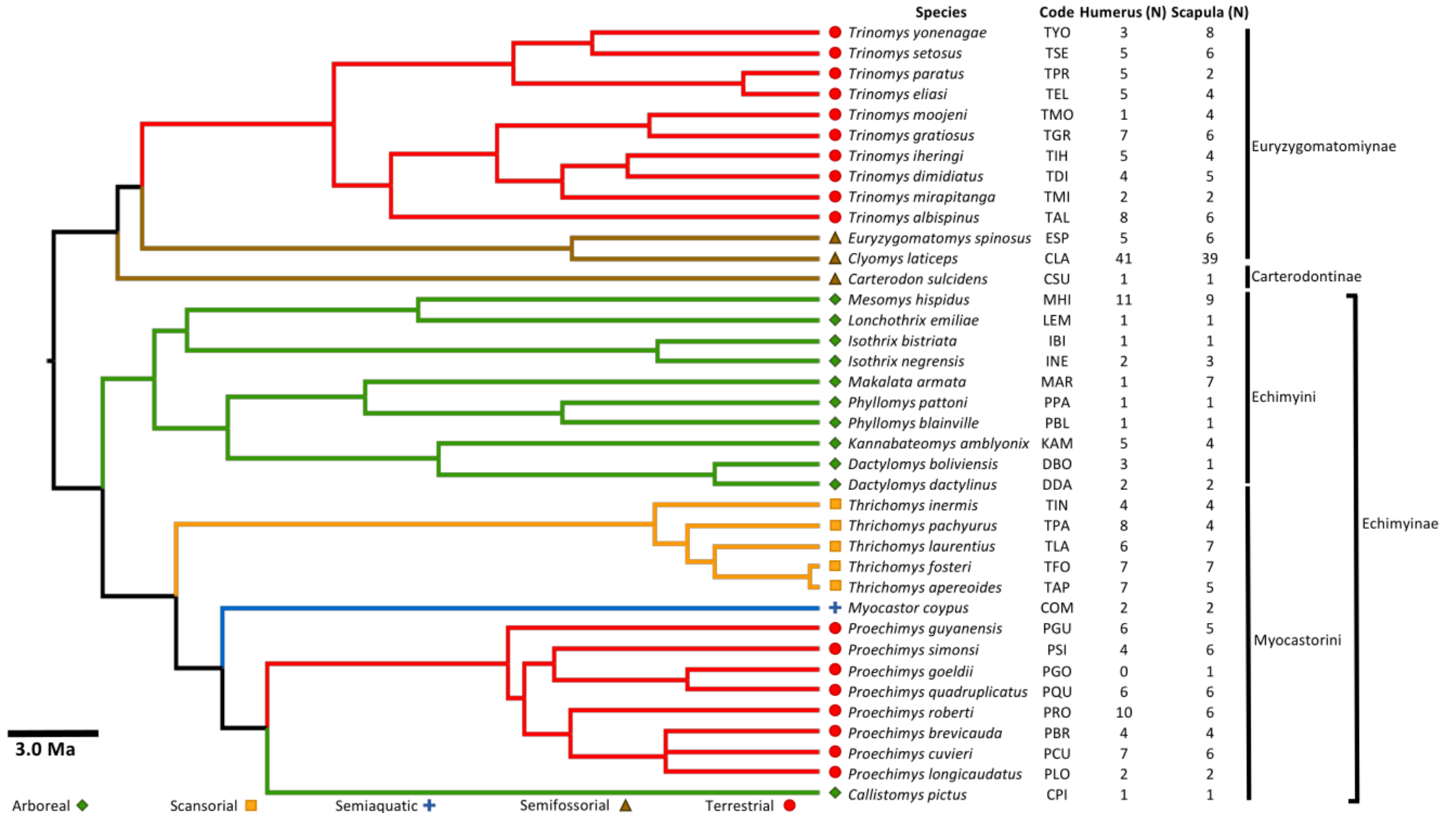


Figura 1. Árvore filogenética e lista de espécies usadas como estrutura para análise comparativa, destacando principais clados e hábitos locomotores arbóreo (verde), escansorial (laranja), semiaquático (azul), semifossorial (marrom), e terrestre (vermelho). Adaptado de Álvarez *et al.* (2017).



### Obtenção de dados morfométricos

A variação morfológica foi avaliada por morfometria bidimensional baseada em fotografias digitais. As imagens das estruturas foram capturadas por apenas um autor (JGC), com uma câmera digital SONY P520 com resolução de 16 megapixels, posicionada a uma distância padrão de 5 centímetros do plano fotográfico. As estruturas foram colocadas em um recipiente de areia escura para minimizar as sombras e foi adicionada uma grade de escala de 1x1 centímetro, subdividida em milímetros.

Os marcos morfológicos bidimensionais foram baseados principalmente em estudos anteriores com a escápula (Morgan, 2009) e o úmero de roedores caviomorfos (Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013), buscando capturar a variação morfológica máxima observada durante manipulação de espécimes, respeitando os critérios de homologia, consistência de posição relativa, repetibilidade e coplanaridade (Zelditch *et al.*, 2004). Nós digitalizamos 31 caracteres morfológicos para a escápula, sendo 14 *landmarks* e 17 *semilandmarks*; enquanto digitalizamos 23 caracteres morfológicos para o úmero, sendo 19 *landmarks* e 4 *semilandmarks* (Figura 2; Tabela 1). Todos as *landmarks* e *semilandmarks* foram digitalizados pela mesma pessoa, o autor JGC (Apêndices 2 e 3).

As imagens digitalizadas foram coletadas e organizadas usando o programa tps-Util v. 1.78 (Rohlf, 2019) e os marcos anatômicos foram digitalizados com o programa tps-Dig v. 2.31 (Rohlf, 2017). As coordenadas obtidas dos marcos anatômicos foram processadas no programa MorphoJ (Klingenberg, 2011), onde a sobreposição da análise geral de Procrusto (GPA) foi realizada para remover variações não correspondentes à forma (tamanho, posição e orientação; Debat *et al.*, 2000).

O tamanho médio do centroide e as coordenadas de Procrusto foram calculados para cada espécie examinada e usados nas análises subsequentes. Além disso, para cada espécie, atribuímos um valor médio de massa corporal obtido da etiqueta dos espécimes examinados ou da literatura (Bonvicino *et al.*, 2008).

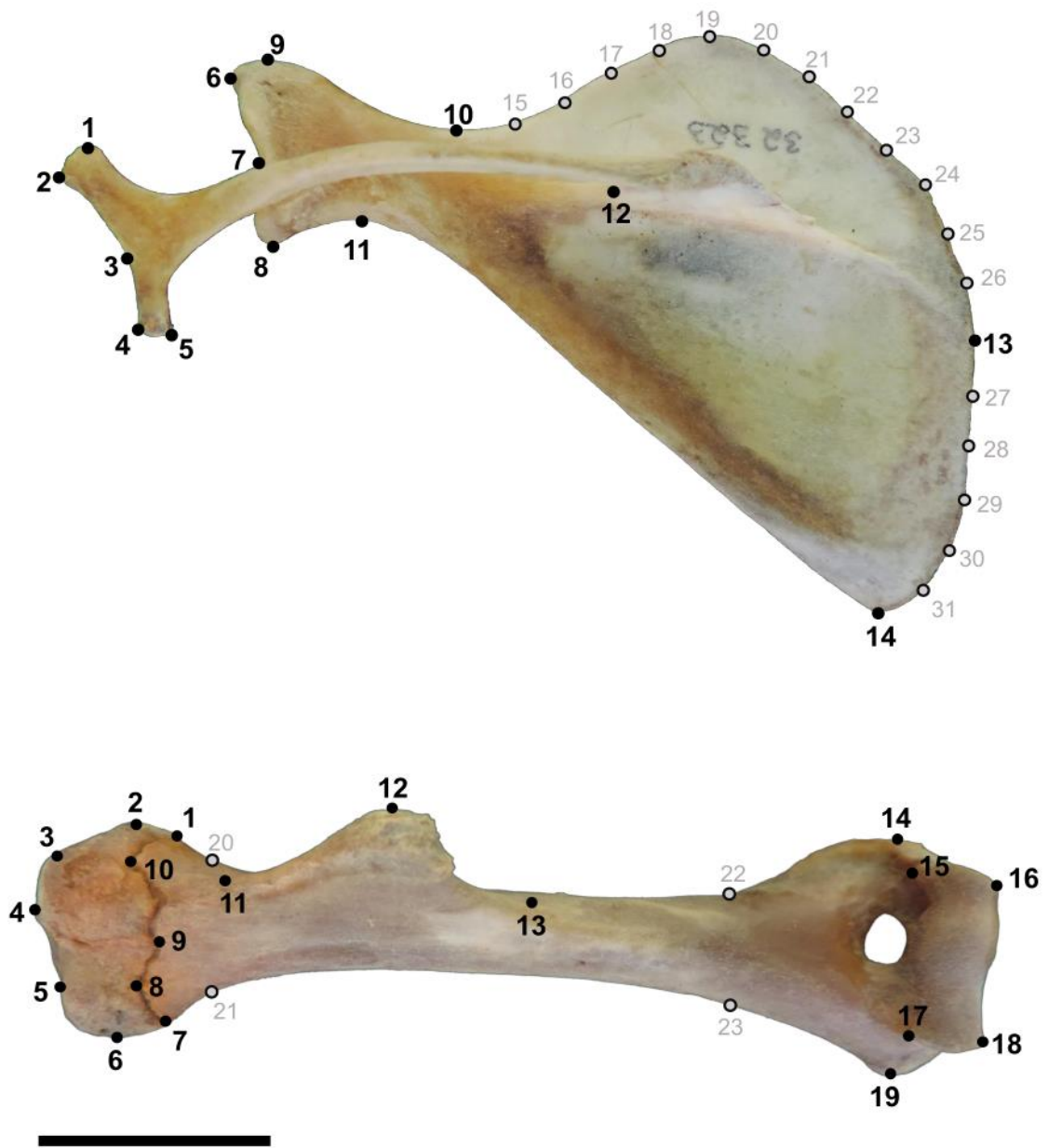


Figura 2: Estruturas anatômicas deste trabalho: escápula e vista anterior do úmero mostrando a localização dos pontos de referência nas principais características anatômicas.

Tabela 1. Descrição dos marcos usados na escápula e úmero neste trabalho.

<b>Landmark</b>	<b>Marcos anatômicos</b>
1	Ponta superior do processo coracóide.
2	Ponta dorsal do metacrômio ou ponto mais ventral ao longo da ponta da espinha escapular quando nenhum metacrômio é evidente.
3	Ponto central entre o processo coracóide superior e inferior.
4	Ponta ventral do metacrômio ou ponto mais ventral ao longo da ponta da espinha escapular quando nenhum metacrômio é evidente.
5	Ponta inferior do processo coracóide.
6	Ponta anterior do processo coracóide.
7	Ponto central entre a ponta do processo coracóide e o ponto mais ventral da ponta da fossa glenóide.
8	Ponto mais ventral na ponta da fossa glenóide.
9	Ponta posterior do processo coracóide.
10	Ponto de curvatura máxima ao longo da margem superior do colo escapular.
11	Ponto de curvatura máxima ao longo da margem inferior do colo escapular.
12	União entre a coluna e a lâmina (ponto de concavidade máxima na incisura escapular maior).
13	Intersecção entre a borda vertebral e a base da espinha escapular.
14	Ponto mais baixo do ângulo inferior da escápula.
15-31	Semilandradas que contornam a margem superior e medial da escápula.
<b>Landmark</b>	<b>Marcos anatômicos</b>
1	Sutura entre a diáfise e a epífise proximal na face lateral.
2	Ponto ventrolateral extremo da tuberosidade maior.
3	Ponto mais dorsal da tuberosidade maior.
4	Extremidade proximal da cabeça do úmero.
5	Ponto mais dorsal da tuberosidade menor.
6	Ponto mais extremo da tuberosidade menor.
7	Sutura entre a diáfise e a epífise proximal no lado medial.
8	Extremidade proximal do encontro da grande tuberosidade com a diáfise.
9	Extremidade distal do encontro da grande tuberosidade com a pequena tuberosidade.
10	Encontro da extremidade proximal do sulco intertubercular com a pequena tuberosidade.
11	Início do processo deltoide.
12	Ponto mais extremo do processo deltoide.
13	Fim do processo deltoide.
14	Ponto mais extremo no epicôndilo lateral.
15	Extremo dorsolateral do capítulo.
16	Extremo ventrolateral do capítulo.
17	Extremo dorsomedial da tróclea.
18	Extremo ventromedial da tróclea.
19	Ponto mais extremo no epicôndilo medial.
20-23	Semilandmarks que delimitam ambas as extremidades da diáfise.

### Análises comparativas com informações filogenéticas

Apesar da filogenia robusta proposta por Courcelle *et al.* (2019), neste estudo usamos a estrutura filogenética da árvore filogenética calibrada obtida por Álvarez *et al.* (2017), por meio de Inferência Bayesiana baseada em quatro genes mitocondriais e cinco nucleares, pois inclui uma cobertura taxonômica mais extensa. Utilizando o programa TreeGraph 2 (Stöver & Müller, 2010), fizemos edições manuais na árvore de Álvarez *et al.* (2017) para incluir quatro espécies não incluídas nele (Figura 1, Recurso Online 5). Ao incluir espécies dentro do gênero *Proechimys* Allen, 1899, assumimos que os grupos de espécies atualmente reconhecidos são proxies razoáveis para sua filogenia (Patton & Leite, 2015). Assim, *P. cuvieri* Petter, 1978 foi incluído em um clado politômico contendo *P. brevicauda* (Günther, 1876) e *P. longicaudatus* (Rengger, 1830) e dividido em 5,39 Ma (Alvarez *et al.*, 2017), pois todos estão alocados no grupo longicaudatus. *Proechimys goeldii* Thomas, 1905 foi inserido como irmão de *P. quadruplicatus* Hershkovitz, 1948, pois ambos pertencem ao grupo *goeldii* (Patton & Leite, 2015). Dada a ausência de uma data estimada para afixar *P. goeldii*, seu ramo foi arbitrariamente inserido na metade do comprimento do ramo, separando seu táxon irmão, *P. quadruplicatus*, e seu próximo táxon mais relacionado incluído na filogenia de fundo, *P. simonsi*. Incluímos *Trinomys mirapitanga* Lara, Patton & Hingst, 2002 como irmão do clado formado por *T. iheringi* (Thomas, 1911) e *T. dimidiatus* (Günther, 1876) seguindo Lara *et al.*, (2002). Dada a ausência de uma data estimada para afixar *T. mirapitanga*, seu ramo foi arbitrariamente inserido na metade do comprimento do ramo, separando seus táxons irmãos, *T. iheringi* e *T. dimidiatus*, e seu táxon mais próximos incluído na filogenia, *T. gratiosus*. Inserimos *T. moojeni* (Pessôa, Oliveira & Reis, 1992) como irmão de *T. gratiosus* (Moojen, 1948), divergindo deste em 5,9 Ma (Tavares *et al.*, 2015).

Com o objetivo de entender o efeito alométrico na forma escapular e umeral em Echimyidae, regressões filogeneticamente informadas (Phylogenetic Generalized Least Squares – PGLS) foram empregadas para testar a correlação entre massa corporal, tamanho do centroide e coordenadas de Procrusto (Freckleton *et al.*, 2002; Revell, 2009; 2010). Resíduos de regressões entre tamanho do centroide e variáveis de Procrusto foram obtidos e utilizados em análises subsequentes para garantir a ausência de efeito alométrico nas análises de variação de forma (Revell, 2009; 2010). Dado o tamanho excepcionalmente grande de *Myocastor coypus* Molina, 1782 em

comparação com outros equimiídeos, os testes PGLS de correlação entre massa corporal, tamanho do centroide e forma foram executados com dois conjuntos de dados: incluindo *Myocastor* e excluindo este táxon.

Análises de componentes principais filogeneticamente informadas (pPCA) baseadas em matrizes de variância e covariância foram implementadas nos resíduos das variáveis de Procrusto, permitindo a identificação das principais fontes de variação na forma da escápula e úmero dos equimiídeos (Revell, 2012). Um modelo de bastão quebrado foi aplicado para determinar o número de pPCs a serem usados na análise subsequente. A figura contendo os valores de pC resultantes do modelo broken-stick está disponível como Recurso Online, (6). Para cada estrutura examinada – ou seja, escápula e úmero – as pontuações de cada espécie ao longo dos pPCs informativos de acordo com o modelo de vara quebrada foram projetadas em filomorfoespaços reconstruídos por Máxima Verossimilhança.

Buscando estimar o efeito filogenético na variação morfométrica, o sinal filogenético na variação da forma foi quantificado e testado usando o método de Blomberg (Blomberg *et al.*, 2003; Adams, 2014) com 10.0000 permutações (Klingenberg & Gidaszewski, 2010). A estatística K de Blomberg quantifica a intensidade dos sinais filogenéticos com valores iguais ou próximos a 1,0 quando a variação fenotípica é bem explicada pelo modelo de movimento browniano; com valores maiores que 1,0 quando os atributos fenotípicos são filogeneticamente mais estruturados do que o esperado pelo movimento browniano, e com valores próximos a 0 na ausência de estrutura filogenética na variação fenotípica. As estatísticas K foram estimadas para a variação na forma de cada estrutura, como um todo, usando a abordagem multivariada de Adams, (2014;  $K_{multi}$ ) e, separadamente, para cada pPC usando a abordagem convencional de Blomberg *et al.*, (2003).

A diferenciação morfométrica entre hábitos locomotores, considerando a história filogenética dos táxons, refletindo possíveis especializações morfofuncionais, foi testada usando ANOVA e MANOVA filogenética (phyANOVA e phyMANOVA) em pPCs informativos de pontuação de espécies (Garland *et al.*, 1993), executados com 10.000 permutações. A phyANOVA, phyMANOVA, pPCA, PGLS e a reconstrução filomorfoespacial foram empregadas usando os pacotes Geomorph 4.0 (Adams *et al.*, 2021) e fitools (Revell, 2012) no ambiente computacional R R Core Team versão 4.1.2 (R Core Team, 2021).

## RESULTADOS

### Correlações entre massa corporal, tamanho e forma escapular e umeral

A massa corporal foi fortemente correlacionada com os tamanhos dos centroides umeral e escapular, mas não com as formas dessas estruturas (Tabela 2), independentemente da inserção ou retirada do *Myocastor* das análises. O tamanho do centroide da escápula e do úmero variou entre *Carterodon sulcidens* Lund, 1838, *Lonchothrix emiliae* Thomas, 1920, e *Mesomys hispidus* Desmarest, 1817, com os menores valores, e *Myocastor coypus* com o maior valor.

Tabela 2. Análises alométricas com quadrados mínimos filogeneticamente generalizados (PGLS) para a escápula e úmero realizadas incluindo e excluindo o gênero *Myocastor*.

		Tamanho do Centroide vs. Massa corporal		Coordenadas de Procrusto vs. Tamanho do Centroide		Coordenadas de Procrusto vs. Massa corporal	
		R <sup>2</sup>	p	R <sup>2</sup>	p	R <sup>2</sup>	p
Incluindo <i>Myocastor</i>	Escápula	<b>0.846</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.046	0.116	0.039	0.200
	Úmero	<b>0.886</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.013	0.818	0.026	0.446
Excluindo <i>Myocastor</i>	Escápula	<b>0.619</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.026	0.427	0.041	0.199
	Úmero	<b>0.722</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.024	0.575	0.019	0.744

### Variação na forma da escápula

A variação geral da forma escapular apresentou sinal filogenético baixo, porém significativo ( $K_{\text{multi-escápula}} = 0,488$ ;  $p < 0,001$ ), sem influência significativa dos hábitos locomotores ( $F < 4,6$ ;  $p > 0,321$ ; tabela 3). O modelo de brocken-stick descobriu que apenas os quatro primeiros pPCs resumiram mais informações do que o esperado aleatoriamente, representando juntos 79,4% de toda a variação escapular medida (tabela 3). Um Sinal filogenético forte e altamente significativo foi encontrado na distribuição de espécies ao longo de pPC1<sub>escápula</sub> e pPC2<sub>escápula</sub>, enquanto um sinal filogenético mais fraco foi encontrado em pPC4<sub>escápula</sub> e sinal filogenético não significativo foi relatado para pPC3<sub>escápula</sub>. Embora espécies com diferentes hábitos locomotores ao longo do pPC1<sub>escápula</sub> e pPC4<sub>escápula</sub> tendam a ocupar diferentes regiões do morfoespaço, phyANOVA não encontrou diferenças significativas e filogeneticamente independentes entre os hábitos locomotores em nenhum dos quatro principais eixos de variação. A variação resumida pelos dois primeiros componentes principais será descrita em detalhes a seguir, pois eles são os únicos a apresentar um

sinal filogenético forte e altamente significativo. A distribuição dos táxons ao longo do morfoespaço formado por pPC3 e pPC4 pode ser encontrada no Recurso Online, (7).

Tabela 3. Análises comparativas informadas filogeneticamente com os escores pPC1 e pPC2. Sinal filogenético, MANOVA (sem informações filogenéticas) e phyMANOVA (com informações filogenéticas).

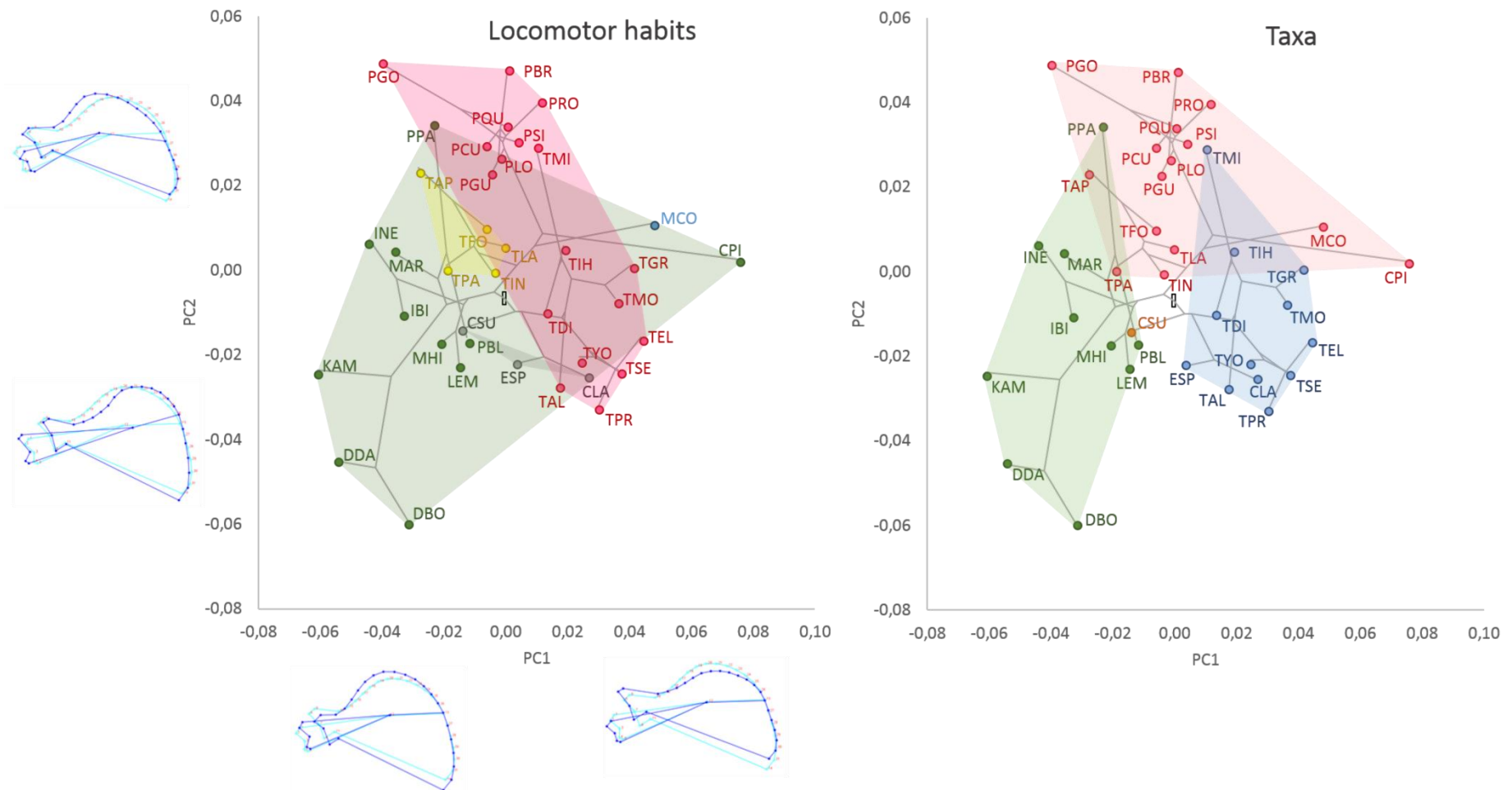
	Sinal filogenético			ANOVA/MANOVA		
	Variância Explicada	K	p	F	P	p (phylo)
all.shape.scapula	100%	0.488	<0.001	2.631	<0.001	0.983
pPC1 <sub>escapula</sub>	29.808%	0.769	<0.001	4.546	0.005	0.321
pPC2 <sub>escapula</sub>	22.159%	1.063	<0.001	2.211	0.089	0.628
pPC3 <sub>escapula</sub>	19.389%	0.304	0.455	0.544	0.704	0.960
pPC4 <sub>escapula</sub>	8.019%	0.625	0.005	4.644	0.004	0.311
all.shape.humerus	100%	0.908	<0.001	8.759	<0.001	0.014
pPC1 <sub>úmero</sub>	54.693%	1.673	<0.001	15.845	<0.001	0.012
pPC2 <sub>úmero</sub>	16.858%	0.880	<0.001	8.013	<0.001	0.090

Nota: As estimativas de sinal filogenético e F-statistics são fornecidas para os dois primeiros componentes principais filogenéticos de cada conjunto de dados analisados. Abreviaturas: K = K Blomberg's K; F = F – estatísticas; p = valor de p.

Os altos escores do pPC1<sub>escápula</sub> representaram escápulas com fossas supraespinhosas e infraespinhosas estreitas, espinha escapular longa, processo coracóide e tubérculo infraglenóide projetados cranialmente, processo coracóide alongado e uma região estreita entre o acrômio e o metacrômio (Figura 3). Escores baixos de pPC1<sub>escápula</sub> representaram a conformação morfológica oposta para esses caracteres. O maior valor de pPC1<sub>escápula</sub> foi encontrado em *Callistomys* Emmons e Vucetich, 1998, enquanto o menor foi em *Kannabateomys* Jentink, 1891. Vale ressaltar que a maioria dos principais clados foram distribuídos de forma coesa ao longo da escápula pPC1, refletindo forte sinal filogenético (K = 0,769; p < 0,001). Echimyini teve escores mais baixos, enquanto Euryzygomatomyinae teve escores mais altos. Myocastorini exibiu uma ampla distribuição, com *Callistomys* e *Myocastor* compartilhando as pontuações mais altas; enquanto a maioria dos *Proechimys* e *Thrichomys* teve escores intermediários, exceto *P. goeldii* e *T. apereoides* Lund, 1839, com escores baixos. *Carterodon* Waterhouse, 1848 sobrepôs-se a *Thrichomys* e *Echimyini*, com pontuações intermediárias.

Os escores mais elevados do  $pPC2_{\text{escápula}}$ , representaram escápulas com fossa supraespinhosa relativamente expandida e fossa infraespinhosa reduzida, fossa supraespinhosa mais desenvolvida em sua região cranial e retraída na borda vertebral, espinha escapular curta e inclinada caudalmente, processo coracóide e tubérculo infraglenóide projetado cranialmente, processo coracóide alongado e estreitamento da região entre o acrômio e o metacrômio (Figura 3). Os escores baixos de  $pPC2_{\text{escápula}}$  representaram a conformação morfológica oposta. O maior valor de  $pPC2_{\text{escápula}}$  foi encontrado em *P. goeldii* enquanto o menor foi em *Dactylomys boliviensis* Anthony, 1920. Vale ressaltar que a maioria dos clados principais foram distribuídos coesivamente ao longo de  $pPC2_{\text{escápula}}$ , refletindo o forte sinal filogenético ( $KPC2_{\text{escápula}} = 1,063$ ;  $p < 0,001$ ). Echimyini, especialmente o clado especialista em bambu, e ainda, Carterodontinae e Eurygygomatomiinae compartilharam pontuações baixas, enquanto Myocastorini exibiu pontuações mais altas, com *P. goeldii* e *P. brevicauda*, compartilhando as pontuações mais altas. No entanto, a maioria dos *Thrichomys* apresentou escores intermediários, com exceção de *T. apereoides*. (Figura 3).





**Figura 3:** Análise dos componentes principais filogenéticos (pPCA) das escápulas. Os *wireframes* azuis-escuros mostram mudanças na forma, enquanto os *wireframes* azuis-claros mostram a forma média. Polígonos convexos mínimos: à esquerda, a distribuição de cada hábito locomotor nos morfoespaços arbóreo (verde), escansorial (laranja), semiaquático (azul), semifossorial (cinza), terrestre (vermelho); e à direita, a distribuição no morfoespaço dos táxons Echimyini (verde), Euryzygomatomyinae (azul), Myocastorini (vermelho), Carterodontinae (laranja).

## Varição na forma do úmero

A variação geral da forma umeral teve forte e significativo sinal filogenético ( $K_{\text{multi-úmero}} = 0,908$ ;  $p < 0,001$ ) e forte e significativa influência dos hábitos locomotores ( $F = 8,759$ ;  $p = 0,014$ ). O modelo de brock stick descobriu que os dois primeiros pPCs resumiram mais informações do que o esperado aleatoriamente, representando juntos 71,5% de toda a variação medida umeral (tabela 3). Sinal filogenético forte e altamente significativo foi encontrado na distribuição das espécies ao longo de ambos os eixos. Embora ao longo de ambas as espécies pPC1<sub>úmero</sub> e pPC2<sub>úmero</sub> com diferentes hábitos locomotores tendam a ocupar diferentes regiões do morfoespaço, phyANOVA encontrou diferenças significativas e filogeneticamente independentes entre os hábitos locomotores apenas ao longo de pPC1<sub>úmero</sub>.

Os escores elevados de pPC1<sub>úmero</sub> representaram úmeros com diáfise alongada, epífises reduzidas, tuberosidade deltoide pouco desenvolvida e posicionada proximalmente (Figura 4). Os escores baixos de pPC1<sub>úmero</sub> representaram a conformação morfológica oposta. O maior valor de pPC1<sub>úmero</sub> foi encontrado em *Euryzygomatomys spinosus* Fischer, 1814, enquanto o menor foi em *Proechimys cuvieri*. Apesar da sobreposição entre tribos e subfamílias ao longo do pPC1<sub>úmero</sub>, a variação dos escores ao longo deste eixo denota um forte sinal ( $K = 1,673$ ;  $p < 0,001$ ). Notavelmente, alguns táxons foram fortemente coesos ao longo deste eixo: *Proechimys*, com pontuações baixas na maioria das espécies; Echimyini, com pontuações altas na maioria das espécies; *Thrichomys*, com escores intermediários na maioria das espécies; *Trinomys* Thomas, 1921, com pontuações intermediárias a baixas; e o clado formado por *Clyomys* Thomas, 1916 e *Euryzygomatomys* Goeldi, 1901, com algumas das pontuações mais altas. Ressalta-se também que alguns hábitos locomotores diferiram ao longo do pPC1<sub>úmero</sub>, mostrando que a distribuição das espécies no morfoespaço é fortemente estruturada por hábitos locomotores, conforme encontrado nos resultados da phyANOVA ( $F = 15,845$ ;  $p = 0,012$ ). Os equimiídeos semifossoriais e a maioria dos arborícolas apresentaram valores elevados no pPC1<sub>úmero</sub>, enquanto os equimiídeos terrestres apresentaram pontuações baixas. Os escores da maioria dos escansoriais foram intermediários entre arborícolas e terrestres ao longo de pPC1<sub>úmero</sub>. Os escores elevados do pPC2<sub>úmero</sub> representaram úmeros com cabeça arredondada e projetada proximalmente, tuberosidade deltoide retraída e posicionada na região medial da diáfise, epífise distal curta, tróclea médio-lateral mais alongada, epicôndilo medial mais desenvolvido e epicôndilo lateral menos desenvolvido. Os escores baixos de pPC2<sub>úmero</sub> representaram a conformação

morfológica oposta. O maior valor de pPC2 foi encontrado em *Isothrix negrensis* Thomas, 1920, enquanto o menor foi em *Euryzygomatomys*. Vale ressaltar que alguns dos principais clados se diferenciaram ao longo de pPC2<sub>úmero</sub>, refletindo forte sinal filogenético ( $K = 0,880$ ;  $p < 0,001$ ), com Echimyini apresentando pontuações altas, Euryzygomatomyinae pontuações baixas, pontuação intermediária Carterodontinae e Myocastorini com ampla distribuição ao longo deste eixo. A distribuição dos escores ao longo do pPC2<sub>úmero</sub> não foi significativamente estruturada pelos hábitos locomotores segundo phyANOVA ( $F = 8,014$ ;  $p = 0,090$ ); no entanto, foi perceptível que algumas espécies arbóreas e escansoriais se destacaram por terem pontuações relativamente altas, enquanto os gêneros semifossorial *Euryzygomatomys* e *Clyomys* se destacaram com algumas das pontuações mais baixas. Parte dos equimiídeos terrestres, principalmente *Proechimys*, sobrepôs-se aos arborícolas com escores intermediários. A maioria das espécies do gênero *Trinomys* teve pontuações mais baixas do que as espécies de *Proechimys*. O semiaquático *Myocastor* também apresentou escores baixos de pPC2<sub>úmero</sub> (Figura 4).

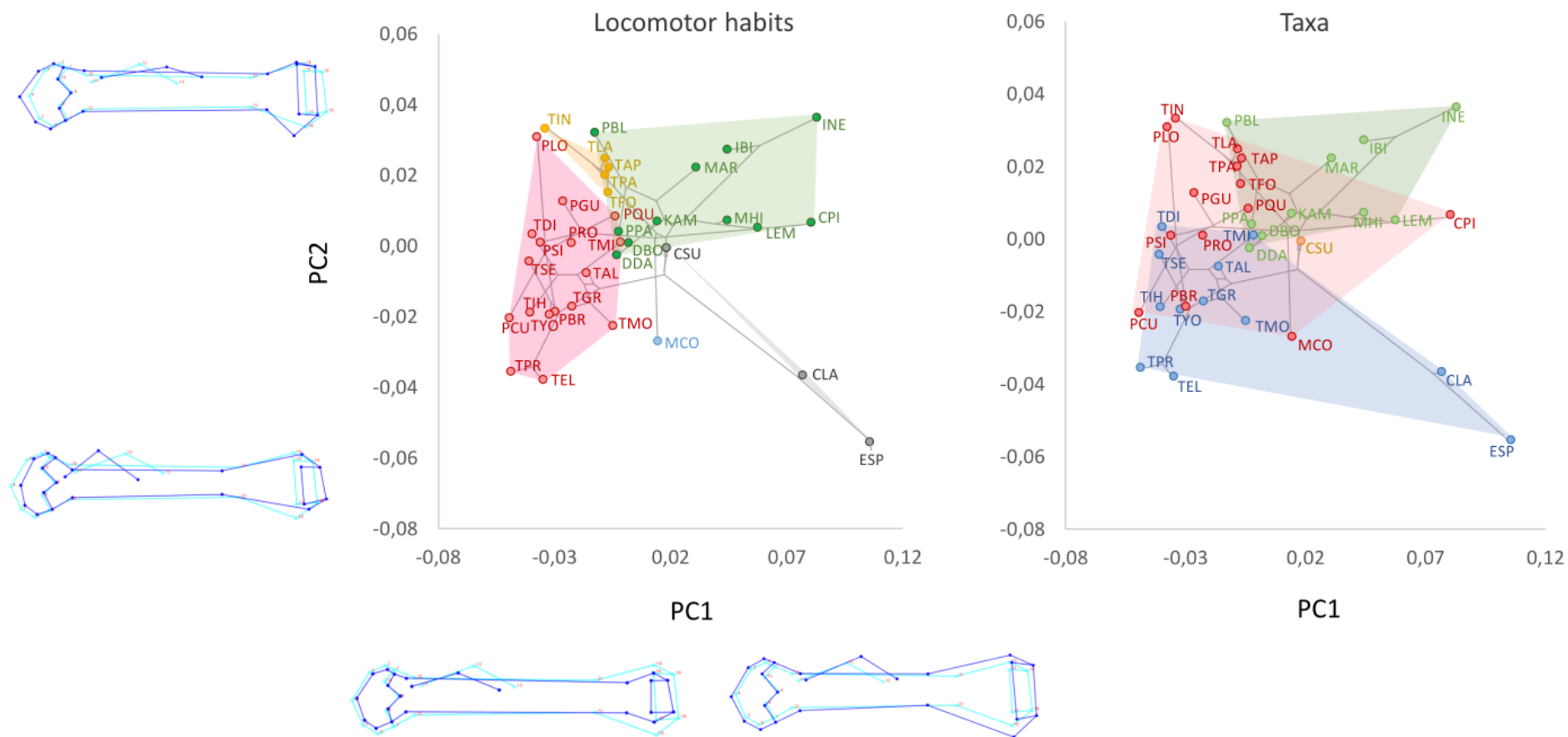


Figura 4. Análise dos componentes principais filogenéticos (pPCA) do úmero. Os *wireframes* azuis-escuros mostram mudanças na forma, enquanto os *wireframes* azuis-claros mostram a forma média. Polígonos convexos mínimos: à esquerda, a distribuição de cada hábito locomotor nos morfoespaços arbóreo (verde), escansorial (amarelo), semiaquático (azul), semifossorial (cinza), terrestre (vermelho); e à direita, a distribuição no morfoespaço dos táxons Echimyini (verde), Euryzygomatomyinae (azul), Myocastorini (vermelho), Carterodontinae (laranja).

## DISCUSSÃO

### **Efeitos alométricos na forma da escápula e do úmero**

A evolução do tamanho do corpo e suas consequências alométricas na forma têm desempenhado um papel importante na diversificação ecomorfológica em diferentes táxons de mamíferos, como artiodáctilos, carnívoros, primatas e roedores (Marroig & Cheverud, 2005; Renaud *et al.*, 2006; Meloro & Raia, 2010; Raia *et al.*, 2010; Meloro *et al.*, 2015). De fato, a especialização locomotora por meio da evolução adaptativa pode ser alcançada por meio de uma mudança alométrica de forma e proporções (Schmidt-Kittler, 2002, 2006; Meloro *et al.*, 2015; Sansalone *et al.*, 2018). Muitas vezes, o tamanho e a massa corporal estão correlacionados com várias características morfológicas, fisiológicas e de história de vida em mamíferos (Biknevicius *et al.*, 1993; Biknevicius, 1999; Millien & Bovy, 2010; Tavares & Pessôa, 2020; Netto & Tavares, 2021) e a variação no tamanho do corpo está geralmente associada à propriedades biomecânicas que influenciam a morfologia e a função do esqueleto apendicular (Biewener, 2000; Morgan, 2009). No entanto, nossos resultados mostram um efeito alométrico fraco ou desprezível na forma da escápula e úmero de equimiídeos (Tabela 3).

Nossos resultados são congruentes com estudos anteriores que mostram um efeito alométrico baixo ou insignificante na variação da forma escapular de pequenos mamíferos eutérios, como morcegos (Gaudioso *et al.*, 2020) e ciuromorfos (Wölfer *et al.*, 2019) e roedores caviomorfos (Morgan, 2009). Mesmo em roedores sciurormorfos, onde este efeito é mostrado ser um pouco mais pronunciado do que em morcegos e caviomorfos, apenas 8,4% da variação total na forma escapular é explicada pela variação na massa corporal (ver Tabela S3 em Wölfer *et al.*, 2019). O efeito alométrico na escápula dos marsupiais didelfídeos é maior do que o encontrado nos pequenos mamíferos eutérios, sendo mais pronunciado nas espécies maiores (Astúa, 2009). A fossa infraespinhosa tende a ser desproporcionalmente mais expandida em didelfídeos de maior massa corporal (Astúa, 2009). Ao contrário dos didelfídeos, os equimiídeos, assim como outros roedores caviomorfos e ciuromorfos (Morgan, 2009; Wölfer *et al.*, 2019) tendem a ter uma relação entre o tamanho do corpo e os tamanhos das fossas infraespinhosas e supraespinhosas próximas do isométrico. Todas essas observações sugerem ausência de um padrão alométrico generalizado e conservado

na escápula de pequenos mamíferos térios, embora mais estudos sejam necessários para verificar essa hipótese.

Quanto ao úmero, a relação entre massa corporal e circunferência da diáfise permanece altamente conservada entre os principais clados de Mammalia, sugerindo que a forma da diáfise deste osso de sustentação de peso é apenas fracamente influenciada por forças compressivas nos membros (Campione & Evans, 2012). Concomitantemente, Christiansen (1999) descobriu que os mamíferos, em média, não têm ossos dos membros que são desproporcionalmente mais grossos ou mais curtos do que o previsto para sua massa corporal. Por outro lado, estudos restritos a mamíferos de médio e grande porte, como felinos e xenartros, mostram que o efeito do tamanho e da massa corporal na arquitetura do úmero, principalmente em suas epífises, pode ser mais evidente (Walmsley *et al.*, 2012; de Oliveira & Santos, 2018; Milne *et al.*, 2009). Em contraste com esses achados, entre os pequenos mamíferos, o efeito alométrico é menos comum entre os pequenos mamíferos. Embora esse efeito já tenha sido relatado para toupeiras (Sansalone *et al.*, 2018), deve-se considerar que este último é um grupo com hábito de escavação altamente especializado e, portanto, o efeito alométrico pode ser potencializado pela interação com demandas biomecânicas de escavação (Sansalone *et al.*, 2018). Entre os roedores murídeos e geomídeos, que são mais generalistas do que as toupeiras, esse efeito se mostrou pequeno, embora possa ter existido algum viés de amostragem (Hedrick, 2020). Da mesma forma, em roedores caviomorfos, o efeito alométrico na forma do úmero tem se mostrado repetidamente muito baixo ou insignificante (Casinos *et al.*, 1993; Fernández *et al.*, 2000; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013). Uma exceção é relatada para octodontídeos, em que o comprimento e a espessura da diáfise escalam isometricamente, mas a posição e o tamanho da escala da tuberosidade deltoide com alometria positiva, embora a correlação entre a tuberosidade deltoide e o tamanho do membro anterior seja baixa (Pérez *et al.*, 2021).

O efeito alométrico concentrado nas epífises umerais de grandes mamíferos pode ser resultado de demandas funcionais específicas para sustentação e propulsão de sua grande massa corporal, uma vez que essas regiões estão entre as principais áreas de inserção e origem muscular do membro anterior (Christiansen, 1999; Biewener, 2000; Campione & Evans, 2012; Walmsley *et al.*, 2012). Por outro lado, a falta de efeito alométrico na forma umeral relatada aqui para Echimyidae é congruente

com aqueles que foram observados para a maioria dos outros pequenos mamíferos, conforme discutido acima. Corroborando a suposição de que a baixa massa corporal impõe poucas restrições estruturais à forma das estruturas de sustentação, percebe-se que, à semelhança do que observamos para o úmero em equimiídeos e outros pequenos mamíferos, o efeito do tamanho corporal sobre a forma das vértebras lombares é negligenciável (Álvarez *et al.*, 2013; Netto & Tavares, 2021), contrastando com o forte efeito sobre as mesmas estruturas em táxons de mamíferos de grande porte (Chen *et al.*, 2005; Jones, 2015; Randau *et al.*, 2016).

### **Efeitos filogenéticos na morfologia escapular e umeral**

Nossos resultados demonstraram que a variação morfológica na escápula e no úmero de equimiídeos reflete a estrutura filogenética da família. Além disso, a morfologia do úmero também reflete as demandas funcionais associadas aos diferentes hábitos locomotores, o que não foi evidenciado na escápula.

O valor significativo de K, notadamente alto nos dois grandes eixos de variação, e a ausência de diferenças significativas na forma da escápula associada aos hábitos locomotores sugerem que, nos ratos espinhosos, essa estrutura evoluiu aproximadamente de acordo com o movimento browniano, sem fortes pressões seletivas associadas à locomoção, sendo necessárias para explicar sua variação atual. Esse cenário evolutivo se reflete na morfologia única de alguns clados de equimiídeos, independentemente dos hábitos locomotores das espécies que os constituem.

Como exemplo, os miocastoríneos *Callistomys pictus* Pictet, 1843 e *Myocastor coypus* recuperados como táxons irmãos por alguns estudos (Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019) compartilham formas de escápula semelhantes, apesar de terem tamanhos corporais, morfologia externa e ecologia muito distintos. A forma escapular de *Callistomys* (Figura 5O), um táxon arbóreo, difere muito da escápula de outros equimiídeos com hábitos locomotores semelhantes. Os outros equimiídeos arbóreos formam a tribo Echimyini e compartilham uma morfologia escapular coesa (Figura 5E-K). Além disso, os miocastoríneos terrestres (*Proechimys spp.*; Figura 5N) possuem escápulas mais parecidas com as dos miocastoríneos escansoriais (*Thrichomys spp.*; Figura 5L) do que os demais equimiídeos terrestres (*Trinomys spp.*; Figura 5A). Consistentemente, as escápulas dos eurizigomatómíneos semifossoriais

(*Euryzygomatomys* e *Clyomys*; Figura 5B-C) são mais parecidas com as dos eurizigomatómíneos terrestres (*Trinomys*; Figura 5A) do que com o carterodontíneo semifossorial (*Carterodon*; Figura 5D).

Dentro de Echimyini, o pequeno clado dos ratos de bambu (*Dactylomys* I. Geoffroy St.-Hilaire, 1838 e *Kannabateomys*; Figura 5 J-K), anteriormente reconhecido como a subfamília Dactylomyinae (Emmons *et al.* 2015b), também pode ser reconhecido por exibirem morfologias coesas, com uma fossa infraespinhosa excepcionalmente bem desenvolvida. Esse padrão geral sugere um forte conservadorismo filogenético na forma das escápulas de ratos espinhosos. É necessário reconhecer, entretanto, que a amostragem de *Callistomys*, *Carterodon* e *Myocastor*, táxons com esqueleto pós-craniano pouco representado em coleções científicas, foi limitada a poucos espécimes. Uma amostra maior seria necessária para verificar a robustez de nossas interpretações quanto aos efeitos filogenéticos ou ecológicos em sua morfologia.

Apesar da evidência marcante de uma forte estrutura filogenética da forma escapular, deve-se ressaltar que em muitos casos (como na Figura 1) hábitos locomotores acompanham a filogenia e, portanto, não é fácil distinguir a influência desses fatores para explicar a forma escapular. Ou seja, a aquisição de um certo hábito no início da história de um clado pode ter restringido a evolução da forma escapular e, posteriormente, uma forma escapular particular (claramente conservadora em muitos mamíferos) pode restringir a diversificação ecológica.

O conservadorismo filogenético na forma da escápula, bem como nos músculos ligados a ela (Arnold *et al.*, 2017), é notável em vários grupos de mamíferos, incluindo marsupiais, primatas, roedores, carnívoros e morcegos (Young, 2008; Morgan, 2009; Martín-Serra *et al.*, 2014; Gaudioso *et al.*, 2020). Forte sinal filogenético também foi reconhecido na morfologia escapular em outros pequenos mamíferos neotropicais, como marsupiais didelfídeos e roedores sigmodontíneos (Astúa, 2009; Coutinho *et al.*, 2013; Coutinho & Oliveira, 2017), sendo mais forte no primeiro grupo (Bubadué *et al.*, 2019). Apesar do conservadorismo da escápula, Monteiro & Abe, (1999) encontraram uma contribuição mista entre função e filogenia em xenartros, dependendo do nível observado. Young (2008) demonstra que as demandas funcionais têm um impacto maior do que o sinal filogenético em primatas.

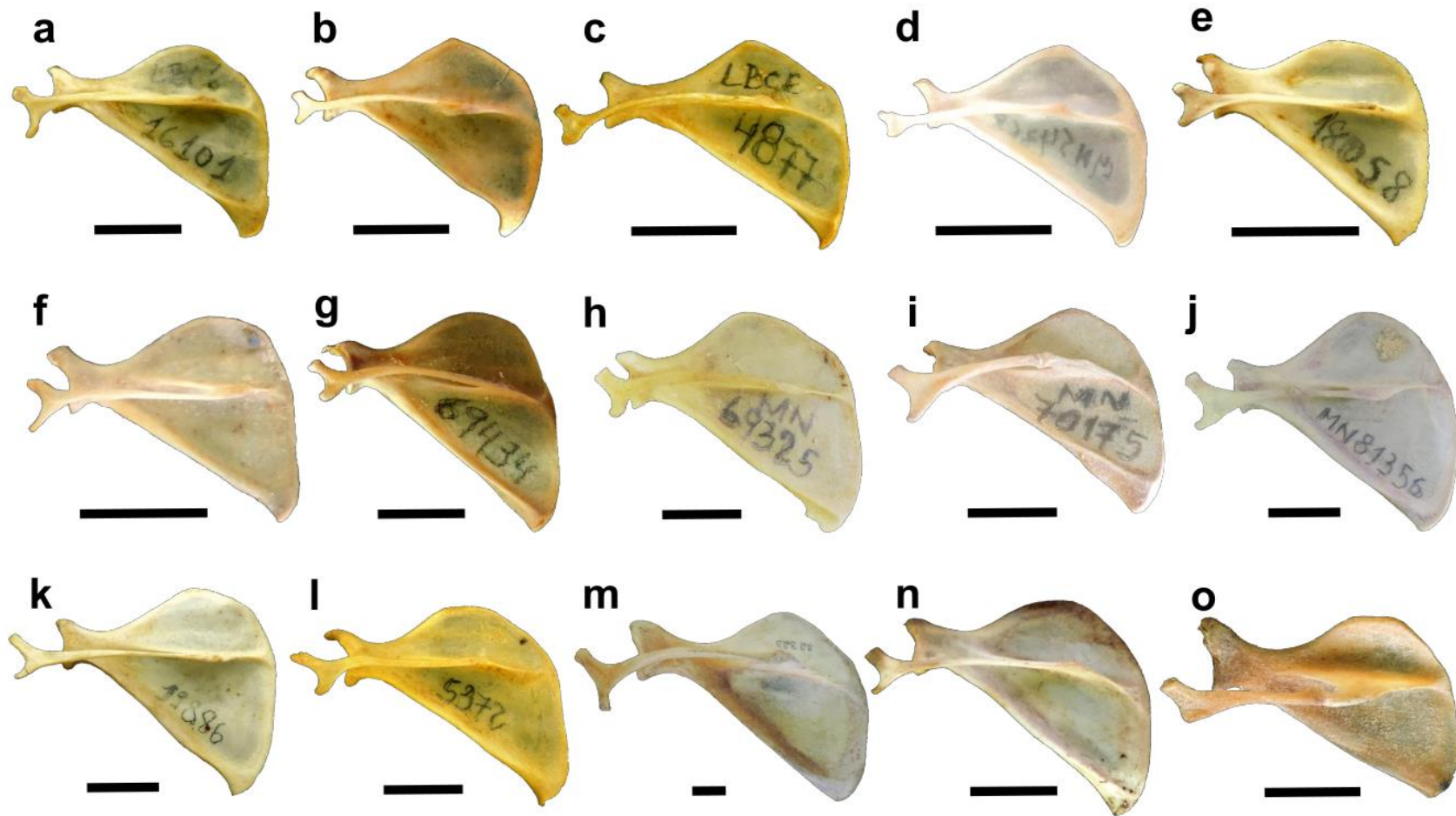


Excepcionalmente, em alguns grupos muito especializados de espécies escavadoras, como Myrmecophagidae, Talpidae, Dasypodidae, Chlamyphoridae e Chrysochloridae, a morfologia escapular parece ter sido moldada por forte seleção natural, mostrando convergência evolutiva no alongamento do acrômio, expansão do ângulo caudal e outras modificações conspícuas (Smith & Savage, 1955; Hildebrand & Goslow, 2006). No entanto, não observamos mudanças na forma das escápulas dos equimiídeos semifossoriais tão significativas quanto às encontradas nas famílias citadas.

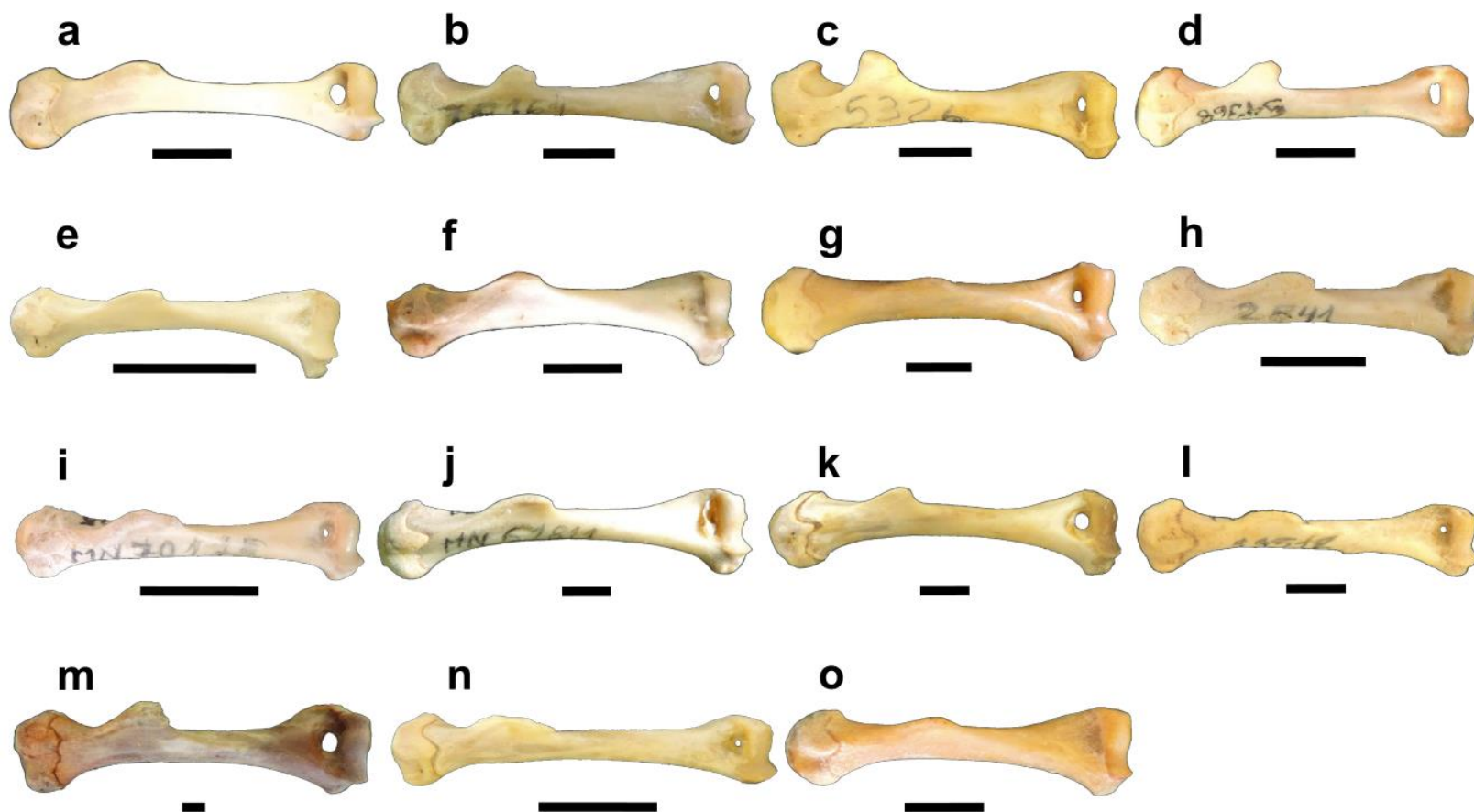
Semelhante à escápula, a variação na forma do úmero dos equimiídeos exibiu forte sinal filogenético, em congruência com estudos anteriores com vários grupos de mamíferos, incluindo marsupiais, primatas, roedores, carnívoros e morcegos (O'Neill & Dobson, 2008; Walmsley *et al.*, 2012; Fabre *et al.*, 2013b; Holliday & Friedl, 2013; Morgan & Álvarez, 2013; Martín-Serra *et al.*, 2014; Fabre *et al.*, 2019; Janis *et al.*, 2020; López-Aguirre *et al.*, 2021). Mesmo dentro de subclados menos inclusivos, a estrutura filogenética pode ser recuperada. Como exemplo, dentro de Echimyini, um táxon exclusivamente arborícola, o subclado formado por *Isothrix* Wagner, 1845 (Figura 6G) e *Lonchothrix* Thomas, 1920 (Figura 6F) compartilhou úmeros com diáfise especialmente curta e epífise distal muito desenvolvida, enquanto o clado formado por *Kannabateomys* (Figura 6J), *Dactylomys* (Figura 6K), *Phyllomys* Lund, 1939 (Figura 6I) e *Makalata* Husson, 1978 (Figura 6H) tinha diáfise mais longa e epífise distal relativamente menor. Se essa diferença morfológica também se reflete em diferentes habilidades biomecânicas, é possível conjecturar que os subclados de Echimyini possuem comportamentos locomotores distintos, que podem ser investigados com estudos de campo e laboratório. No entanto, certas capacidades biomecânicas associadas à forma escapular e umeral, portanto, a clados particulares, não podem ser descartadas, e podem ser importantes para entender a diversificação ecomorfológica dentro de cada clado. A história filogenética e os eventos adaptativos ocorridos durante essa história não são mutuamente exclusivos.

Em outros grupos de mamíferos, a estrutura filogenética é importante para explicar até mesmo a variação na arquitetura interna do úmero, incluindo a distribuição dos vasos sanguíneos e a densidade óssea (Houssaye & PrévotEAU, 2020; Amson & Bibi, 2021). Esses resultados nos alertam que as análises que buscam entender os fatores morfofuncionais que orientam a evolução dos membros anteriores devem

considerar que a história filogenética por si só pode explicar uma grande quantidade de variação morfométrica interespecífica. Mesmo as estruturas dos membros anteriores fortemente associadas à especializações funcionais, como o úmero, podem ter muito de sua variação interespecífica explicada pela história evolutiva compartilhada (Pérez *et al.*, 2021). Essa consideração torna-se especialmente importante quando analisamos a localização dos equimiídeos escansoriais nos morfoespaços recuperados (Figura 4). Tanto para o úmero quanto para a escápula, os equimiídeos escansoriais ocuparam uma região intermediária entre a maioria das espécies terrestres e arbóreas, o que pode sugerir que suas formas correspondem à especializações locomotoras, alcançadas e mantidas por meio da seleção natural, que lhes permitem correr e escalar. No entanto, mesmo havendo representantes escansoriais na subfamília Capromyinae (não analisados), deve-se notar que os equimiídeos escansoriais em nossa amostra pertencem apenas ao gênero *Thrichomys*, significando que, em nossa análise, o hábito escansorial resultou conceivelmente de um único evento evolutivo, tornando difícil identificar convergências evolutivas, implicando que a seleção natural moldou a forma de *Thrichomys*. Além disso, deve-se notar também que em ambos os morfoespaços recuperados, as espécies de *Thrichomys* eram adjacentes a *Proechimys*. Diante disso, mesmo que não seja possível descartar uma hipótese adaptativa para a forma do úmero e da escápula de *Thrichomys*, pode-se argumentar que sua forma é explicada pela história filogenética. Cuidado semelhante deve ser aplicado para explicar a forma do hábito semiaquático em Echimyidae, limitado ao gênero *Myocastor*.



**Figura 5:** Escápula de espécimes de Echimyidae organizados de acordo com os táxons examinados. Subfamília Euryzygomatomyinae: A, *Trinomys iheringi* (LBCE 16101); B, *Euryzygomatomys spinosus* (MN 75752); C, *Clyomys laticeps* (LBCE 4877). Subfamília Carterodontinae: D, *Carterodon sulcidens* (MN 54368). Tribo Echimyini: E, *Mesomys hispidus* (LBCE 18058); F, *Lonchothrix emiliae* (LBCE s/n) (sem número de identificação); G, *Isothrix negrensis* (MN 69434); H, *Makalata armata* (MN 69325); I, *Phyllomys pattoni* (MN 70175); J, *Kannabateomys amblyonyx* (MN 81356); K, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19886). Tribo Myocastorini: L, *Thrichomys fosteri* (LBCE 5372); M, *Myocastor coypus* (MZUSP 32353); N, *Proechimys quadruplicatus* (MN 69197); O, *Callistomys pictus* (MZUSP 31404).



**Figura 6:** Úmero de espécimes de equimiídeos organizados de acordo com os táxons examinados. Subfamília Euryzgomatomyinae: A, *Trinomys iheringi* (LBCE 16101); B, *Euryzgomatomys spinosus* (MN 75752); C, *Clyomys laticeps* (LBCE 5326). Subfamília Carterodontinae: D, *Carterodon sulcidens* (MN 54368). Tribo Echimyini: E, *Mesomys hispidus* (LBCE 19843); F, *Lonchothrix emiliae* (LBCE s/n (sem número de identificação)); G, *Isothrix negrensis* (MN 56811); H, *Makalata armata* (MN 70179); I, *Phyllomys pattoni* (MN 70175); J, *Kannabateomys amblyonyx* (MN 61811); K, *Dactylomys boliviensis* (LBCE 19878). Tribo Myocastorini: L, *Thrichomys apereoides* (LBCE 11516); M, *Myocastor coypus* (MZUSP 32353); N, *Proechimys quadruplicatus* (LBCE 14994); O, *Callistomys pictus* (MZUSP 31404).

### **Efeitos ecológicos na morfologia do úmero**

Ao contrário dos equimiídeos escansoriais e semiaquáticos, há evidências consistentes de que as formas umerais dos equimiídeos terrestres, arbóreos e semifossoriais carregam especializações morfofuncionais parcialmente moldadas pela seleção natural. Nesses casos, hábitos locomotores semelhantes surgiram mais de uma vez independentemente dentro de Echimyidae e foram associados à convergências evolutivas ou mudanças conspícuas na morfologia, em consonância com estudos anteriores que apontam o úmero como possivelmente a estrutura pós-craniana que contém a maior quantidade de modificações adaptativas funcionais (Morgan & Verzi, 2006; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Tavares *et al.*, 2020).

Os equimiídeos terrestres (*Trinomys* e *Proechimys*; Figura 6A e 6N, respectivamente) têm se caracterizado pelo alongamento e afilamento da diáfise, além de apresentarem pequenas epífises e tuberosidade deltoide reduzida próxima à epífise proximal. Essas características são as mesmas relatadas em outros mamíferos terrestres ou cursoriais, como cangurus extintos (Janis *et al.*, 2020), carnívoros (Taylor, 1974; Heinrich & Rose, 1997; Martín-Serra *et al.*, 2014), felinos (Walmsley *et al.*, 2012), marsupiais (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001), procionídeos (Tarquini *et al.*, 2017; 2019), roedores (Candela & Picasso, 2008; Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013; Steiner-Souza *et al.*, 2010), tenreques (Salton & Sargis, 2008), tupaias (Sargis, 2002) e vários pequenos mamíferos térios (Janis & Martín-Serra, 2020). O alongamento da diáfise umeral resulta em uma passada longa, permitindo maior velocidade de deslocamento, o que é seletivamente favorecido em mamíferos terrestres, por exemplo, durante uma fuga de predadores (Wilson *et al.*, 2015). Além disso, o favorecimento da velocidade sobre a força está associado às epífises relativamente subdesenvolvidas em equimiídeos terrestres. Essas regiões são as principais áreas de inserção dos músculos responsáveis pela estabilização das articulações sob alto estresse e pela flexão dos dedos (Woods, 1972). Essas funções requerem relativamente pouca força e, conseqüentemente, pequena área de inserção muscular em espécies terrestres (Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013). Na epífise distal, os equimiídeos terrestres tendiam a ter a superfície articular mediolateralmente comprimida, com o capítulo pouco desenvolvido, em relação aos arborícolas. Esta característica também foi relatada como uma especialização locomotora de marsupiais terrestres (Szalay & Sargis, 2001), dando-lhes mais

estabilidade e amplitude dos movimentos parasagiais dos membros (Candela & Picasso, 2008).

Embora menos evidente do que nas espécies fossoriais, a maioria das espécies de *Proechimys* e *Trinomys* possui cabeças umerais reduzidas e achatadas em comparação com espécies arbóreas, como indicado por seus baixos escores ao longo do pPC2<sup>úmero</sup>. Essa característica recorrente no úmero de mamíferos terrestres restringe e estabiliza os movimentos umerais ao longo de um plano parassagial (Morgan & Álvarez, 2013; Janis & Martín-Serra, 2020).

A notável sobreposição de *Proechimys* e *Trinomys* no morfoespaço umeral destaca que essas duas linhagens filogeneticamente distantes compartilham características morfofuncionais semelhantes, de acordo com o que foi relatado anteriormente em morfologia externa, craniana, dentária, femoral, pélvica e lombar (Moojen, 1948; Perez *et al.*, 2009; Carvalho & Salles, 2004; Tavares & Pessôa, 2020; Netto & Tavares, 2021), provavelmente sendo assim alcançado e mantido por ocupar nichos ecológicos semelhantes.

O úmero dos equimiídeos arbóreos, incluindo *Callistomys* (Figura 6O) e os Echimyini (Figura 6 E-K), era caracterizado por uma diáfise ampla, de comprimento intermediário entre fossoriais e terrestres, epífises bem desenvolvidas, com cabeça maior e mais arredondada do que em outras espécies, um epicôndilo medial bem desenvolvido e uma superfície articular distal medialmente larga, com um capítulo expandido aproximando-se do ápice do epicôndilo lateral, e a tuberosidade deltoide pouco projetada na maioria dos táxons. Em geral, essas características são convergentes com vários outros grupos de mamíferos arbóreos, incluindo caviomorfos (Candela & Picasso, 2008; Morgan & Álvarez, 2013), sigmodontíneos (Coutinho & Oliveira, 2017), tenreques (Salton & Sargis, 2008), primatas (Rose, 1989; Szalay & Dagosto, 1980), marsupiais (Argot, 2001, Szalay & Sargis, 2001) e outros mamíferos arborícolas (Janis & Martín-Serra, 2020). A cabeça umeral arredondada e bem desenvolvida nesses animais lhes confere maior amplitude e estabilidade de movimento na articulação glenoumeral, necessária para escalar (Candela & Picasso, 2008; Szalay & Sargis, 2001; Rose & Chinnery, 2004). A epífise distal altamente desenvolvida e a protrusão expressiva do epicôndilo medial permitem a inserção de robustos músculos pronadores e flexores da mão do antebraço, necessários para os movimentos de preensão e escalada (Argot, 2001; Szalay & Sargis, 2001; Candela &

Picasso, 2008; Janis & Martín-Serra, 2020). O capítulo bem desenvolvido provavelmente aumenta os movimentos rotacionais da cabeça do rádio durante a flexão do antebraço (Candela & Picasso, 2008; Szalay & Dagosto, 1980; Sargis, 2002).

Notavelmente, *Callistomys pictus* e *Isothrix negrensis* ocupam posições extremas no morfoespaço umeral (altos escores pPC2<sub>úmero</sub>; Figura 4), indicando que os caracteres morfológicos típicos de arborealidade são bem desenvolvidos nestas espécies. Este resultado é congruente com achados anteriores, mostrando que o fêmur e as vértebras lombares de *Callistomys* estão entre as mais especializadas dentro dos equimiídeos arbóreos (Tavares & Pessôa 2020; Netto & Tavares 2021). No outro extremo entre as espécies arbóreas estão *Phyllomys* e os ratos-bambu *Dactylomys* e *Kannabateomys*, cuja morfologia umeral era mais parecida com a das espécies terrestres, principalmente por apresentarem diáfise relativamente alongada e epífises reduzidas. Congruentemente, os fêmures de ratos de bambu e *Phyllomys lamarum* Thomas, 1916 também se destacaram por apresentarem diáfises alongadas e epífises proximais mais semelhantes às de espécies terrestres (Tavares & Pessôa, 2020). *Dactylomys* e *Kannabateomys* exibem morfologia craniana, dentária e externa altamente especializada para a vida em bambuzais (Perez *et al.* 2009; Tavares *et al.* 2016; Candela *et al.* 2017) e sua locomoção difere de outros equimiídeos arbóreos, usando o segundo e terceiro dedo para segurar firmemente em galhos finos de bambu, ao longo dos quais eles se movem suavemente e com cautela (Emmons, 1981; Candela *et al.*, 2017). Embora não se possa descartar que úmeros e fêmures alongados e escápulas com ampla fossa infraespinhosa sejam traços filogenéticos em *Dactylomys* e *Kannabateomys*, é razoável supor que tais características sejam adaptações para sua locomoção especializada, uma proposição que deve ser investigada futuramente.

Apesar de ter uma morfologia intermediária entre os equimiídeos terrestres e arbóreos, o úmero do escasorial *Thrichomys* apresentou semelhanças morfológicas mais gerais com os equimiídeos terrestres, sobrepondo-se a este último ao longo do eixo de maior variação (pPC1<sub>úmero</sub>). Essa maior semelhança concentrou-se na diáfise alongada. A semelhança de *Thrichomys* com equimiídeos arborícolas estava concentrada na cabeça larga e arredondada. Essas características sugerem que as espécies de *Thrichomys* são capazes de passos longos e rápidos, favorecidos pela

locomoção terrestre, bem como amplos movimentos da articulação glenoumeral, útil para escalar galhos e rochas, hábito relatado para este gênero (Mares & Ojeda, 1982; Hannibal et. al., 2019).

O úmero dos equimiídeos semifossoriais apresenta tuberosidade deltoide bem desenvolvida, além de diáfise curta, embora não marcadamente espessa, epífises grandes e robustas, principalmente a epífise distal, com ambos os epicôndilos bem projetados. Essas características são congruentes com as encontradas por outros autores em roedores escavadores (Candela & Picasso, 2008; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013; Coutinho & Oliveira, 2017; Tavares *et al.*, 2020). Uma maior tuberosidade deltoide está ligada ao hábito locomotor, proporcionando maior fixação de músculos importantes envolvidos na protração, retração e extensão do braço (acromiodeltoide, clavodeltoide e espinodeltoide) e flexão do úmero (peitoral maior e peitoral menor) (Rabey *et al.* 2015). O encurtamento da diáfise favorece a geração de força sobre a velocidade e é congruente com a condição em vários outros roedores fossoriais, o que aumenta sua resistência às tensões de flexão e cisalhamento durante a escavação, aumentando a robustez e reduzindo o comprimento do úmero (Samuels & Van Valkenburgh, 2008; Hopkins & Davis, 2009; Coutinho *et al.*, 2013; Morgan & Álvarez, 2013). Para remover o solo durante a abertura de túneis com suas garras, os roedores semifossoriais contam com músculos bem desenvolvidos dos retratores do ombro e do braço, extensores do cotovelo, pronadores do braço e flexores do carpo e digitais (Hildebrand & Goslow, 2006; Lagaria & Youlatos, 2006; Tavares et. al., 2019). Seus epicôndilos mais largos sugerem uma maior área disponível para as origens dos músculos flexores, pronadores e supinadores do antebraço e dedos (Woods, 1972; McEvoy, 1982; Coutinho *et al.*, 2013; Tavares *et al.*, 2020).

Surpreendentemente, todos os traços característicos mencionados de equimiídeos semifossoriais foram mais proeminentes em *Clyomys* e *Euryzygomatomys* do que em *Carterodon*, cuja forma umeral se assemelha um pouco à encontrada em equimiídeos arbóreos. Este resultado tomado isoladamente pode sugerir que *Carterodon* é menos especializado para escavação do que eurizygomatomíneos semifossoriais. Por outro lado, estudos anteriores mostraram que outras especializações morfológicas associadas à vida subterrânea, como o alongamento do olécrano e o alargamento da bula auditiva, podem ser mais



proeminentes em *Carterodon* do que em *Euryzygomatomys* (ver Figura 11 em Verzi *et al.*, 2016; Figura 4 em Tavares *et al.*, 2020). Além disso, a pelve e a penúltima vértebra lombar de *Carterodon* apresentam caracteres morfofuncionais associados à fossorialidade de forma mais pronunciada do que em *Euryzygomatomys* (ver Figura 4 em Tavares & Pessôa, 2020; Figura 5 em Netto & Tavares, 2021). Isso sugere que as diferentes linhagens de ratos fossoriais, Carterodontinae e a tribo Euryzygomatomyini Emmons, 2005 (ou seja, *Euryzygomatomys* e *Clyomys*) evoluíram a fossorialidade através de especializações morfológicas distintas, apesar de importantes convergências evolutivas. Deve-se considerar também que *Carterodon* é pouco amostrado em coleções e todas as análises realizadas até agora com seu esqueleto pós-craniano são baseadas apenas em um único indivíduo. Portanto, um entendimento mais detalhado da evolução da fossorialidade em Echimyidae exigirá uma amostra maior para entender os limites de variação desse gênero monoespecífico.

## CONCLUSÃO

Nossas análises mostraram que a alometria não é um fator ativo importante na evolução morfológica da escápula e úmero de equimiídeos, semelhante ao que já foi relatado para outros caviomorfos e outros pequenos mamíferos. Além disso, o presente estudo evidenciou que a filogenia e os hábitos locomotores são refletidos de diferentes formas na morfologia escapular e umeral. Enquanto a filogenia se mostrou importante na estruturação da variação morfométrica de ambas as estruturas, os hábitos locomotores parecem ter sido um fator relevante apenas na diferenciação do úmero. O forte efeito filogenético e a ausência de influência dos hábitos locomotores na morfologia escapular podem tornar esta estrutura um marcador taxonômico e filogenético relevante em estudos futuros. Por outro lado, a presença de marcadores morfofuncionais na forma do úmero torna-o notavelmente útil para estudos que buscam reconstruir hábitos de vida a partir de dados morfológicos pós-cranianos, especialmente investigações paleontológicas, visando uma melhor perspectiva sobre a evolução da disparidade ecomorfológica em caviomorfos. Vale ressaltar também a importância da preservação das estruturas pós-cranianas para a obtenção de amostras maiores, aumentando a robustez desses resultados com análises comparativas adicionais.

## Apêndice 1

### Lista dos espécimes examinados.

Os espécimes estão depositados nas coleções designadas pelas seguintes siglas: MN: Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN / UFRJ); MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; MPEG: Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, Brasil; UFPB: Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Brasil; LBCE: Coleção de Mamíferos do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil. S: espécimes com escápula examinada. H: espécimes com úmero examinado. s / a: sem número de série do museu.

### Familia Echimyidae Gray, 1825

Subfamily Carterodontinae Courcelle, Tilak, Leite, Douzery and Fabre, 2019

*Carterodon sulcidens*: MN 54368 (♂, S, H).

Subfamilia Echimyinae Gray, 1825

Tribo Echimyini Gray, 1825

*Dactylomys boliviensis*: LBCE 19878 (♀, H), LBCE 19886 (♂, S, H) and MZUSP 32104 (♀, H).

*Dactylomys dactylinus*: LBCE s/n (indeterminate sex, S, H), MN 75558 (♂, S, H).

*Isothrix bistrata*: MZUSP 18884 (♂, S, H).

*Isothrix negrensis*: MN 56811 (♂, S, H), MN 69099 (♂, S) and MN 69434 (♀, S, H).

*Kannabateomys amblyonyx*: CRB 2998 (indeterminate sex, S, H), MN 1961 (♀, S), MN 61811 (♀, H), MN 75319 (♀, S, H) and MN 81356 (♂, S, H).

*Lonchothrix emiliae*: LBCE s/n (indeterminate sex, S, H).

*Makalata armata*: MN 70176 (♂, S), MN 70177 (♂, S), MN 70178 (♂, S), MN 70179 (♀, S, H), UFPB 953 (♂, S), UFPB 955 (♀, S) and UFPB 960 (♀, S).

*Mesomys hispidus*: CRB 2874 (indeterminate sex, H), CRB 3102 (indeterminate sex, H), LBCE 14970 (♀, S, H), LBCE 18044 (indeterminate sex, S, H), LBCE 18058 (♀, S, H), LBCE 18059 (♀, S, H), LBCE 18471 (indeterminate sex, S, H), LBCE 18509 (♂, S, H), LBCE 18510 (♀, S, H), LBCE 19843 (♀, S, H) and LBCE 19861 (♀, S, H).

*Phyllomys blainvillii*: MN 43810 (♀, S, H).

*Phyllomys pattoni*: MN 70175 (♂, S, H).

Tribo Myocastorini Ameghino, 1902

*Callistomys pictus*: MZUSP 31404 (♂, S, H).

*Myocastor coypus*: MZUSP 32353 (♂, S, H) and MZUSP 32495 (♂, S, H).

*Proechimys brevicauda*: LBCE 18502 (♀, S, H), LBCE 18516 (♂, S, H), LBCE 18559 (♀, S, H) and LBCE 18569 (♂, S, H).

*Proechimys cuvieri*: LBCE 12969 (♂, S, H), LBCE 14967 (♂, S, H), LBCE 14972 (♀, S, H), LBCE 15007 (indeterminate sex, S, H), LBCE 15008 (indeterminate sex, S, H) and LBCE 15010 (indeterminate sex, S, H).

*Proechimys goeldii*: LBCE 12584 (♀, S).

*Proechimys guyannensis*: LBCE 14946 (♂, S, H), MN 42997 (♂, S, H), MN 43060 (♀, S, H), MN 56815 (♀, S, H), MN 56816 (♀, H), MN 61640 (♂, H) and MN 69026 (♀, S).

*Proechimys longicaudatus*: MN 64699 (♂, S, H) and MN 67246 (♂, S, H).

*Proechimys quadruplicatus*: MN 69003 (♂, S, H), MN 69006 (♂, S, H), MN 69013 (♀, S, H), MN 69015 (♂, S, H), MN 69197 (indeterminate sex, S), MN 69224 (♂, H) and MN 81648 (♂, S, H).

*Proechimys roberti*: LBCE 6995 (♀, H), LBCE 6996 (♀, S), LBCE 6998 (♀, S), LBCE 7000 (♀, H), LBCE 7044 (♀, H), LBCE 7503 (♀, H), LBCE 13430 (♀, S), LBCE 13460 (♂, H), LBCE 13482 (♀, S), LBCE 14994 (♂, H), LBCE 17038 (♂, S) and LBCE 17039 (♀, S).

*Proechimys simonsi*: LBCE 12504 (♀, S), LBCE 13889 (♀, S, H), LBCE 18469 (♂, S), LBCE 18503 (♀, S, H), LBCE 18518 (♂, S, H) and LBCE 18556 (♀, S, H).

*Thrichomys apereoides*: LBCE 11512 (♂, S, H), LBCE 11513 (♀, S, H), LBCE 11514 (♂, S, H), LBCE 11515 (♀, S), LBCE 11516 (♂, S, H), LBCE 11517 (♂, H), LBCE 11518 (♀, H), MN 63215 (♂, S, H), MN 63216 (♀, S, H) and MN 71617 (♂, S).

*Thrichomys fosteri*: LBCE 4404 (♀, S, H), LBCE 4419 (♂, S, H), LBCE 4439 (♀, S, H), LBCE 5365 (♀, S, H), LBCE 5372 (♂, S, H), LBCE 5378 (♀, S, H) and LBCE 5386 (♂, S, H).

*Thrichomys inermis*: MN 67698 (♂, S, H), MN 67701 (♀, S, H), MN 67771 (♂, S), MN 67772 (♂, H) and MN 67777 (♀, S, H).

*Thrichomys laurentius*: LBCE 9646 (♀, S, H), LBCE 9656 (♂, S, H), MN 75153 (indeterminate sex, S, H) and UFPB 7000 (♂, S, H).

*Thrichomys pachyurus*: MN 64030 (♂, S, H), MN 64060 (♀, S, H), MN 64067 (♀, S, H) and MN 64071 (♀, S, H).

#### Subfamilia Euryzygomatomyinae Emmons, 2005

*Clyomys laticeps*: LBCE 4411 (indeterminate sex, S, H), LBCE 4416 (♀, S, H), LBCE 4425 (♂, S, H), LBCE 4443 (♀, S, H), LBCE 4453 (♂, S), LBCE 4454 (indeterminate sex, S, H), LBCE 4456 (♂, S, H), LBCE 4457 (♂, S, H), LBCE 4466 (♂, S, H), LBCE 4467 (♀, H), LBCE 4487 (♀, S, H), LBCE 4831 (♀, S, H), LBCE 4845 (♂, S, H), LBCE 4856 (♂, S, H), LBCE 4866 (♂, H), LBCE 4872 (♀, S, H), LBCE 4873 (♀, S, H), LBCE 4877 (♂, S, H), LBCE 4885 (♂, S, H), LBCE 4886 (♀, S, H), LBCE 4890 (♂, S, H), LBCE 5306 (♂, H), LBCE 5318 (♂, H), LBCE 5326 (♀, S, H), LBCE 5385 (♂, S, H), LBCE 5401 (♀, S, H), LBCE 5410 (♀, S, H), LBCE 5414 (♀, S, H), LBCE 5416 (♀, S, H), LBCE 5424 (♂, S, H), LBCE 5428 (♂, S, H), LBCE 5432 (♂, S, H), MN 63850 (indeterminate sex, S, H), MN 63871 (indeterminate sex, S, H), MN 63872 (indeterminate sex, S, H), MN 63891 (indeterminate sex, S, H), MN 63897 (indeterminate sex, S, H), MN 63945 (indeterminate sex, S, H), MN 68964 (indeterminate sex, S, H), MN 68965 (indeterminate sex, S, H), MN 68968 (indeterminate sex, S, H), UFPB 9307 (indeterminate sex, S) and UFPB 9326 (♀, S, H).

*Euryzgomatomys spinosus*: MN 31531 (♂, S, H), MN 70164 (♂, S, H), MN 75678 (♂, S, H), MN 75680 (♂, S, H) and MN 75752 (♀, S, H).

*Trinomys albispinus*: MN 30530 (♂, S, H), MN 44543 (♂, S), MN 44544 (♀, S, H), MN 67814 (♀, S, H), MN 73429 (♀, S), MN 73436 (♂, S), MN 75873 (♂, S, H), MN 75875 (♂, S, H), MN 75880 (♂, S, H) and MN 75883 (♀, S, H).

*Trinomys dimidiatus*: MN 66188 (♀, S), MN 66190 (♂, S), MN 67502 (♂, S), MN 67550 (♀, S), MN 67553 (♀, S), MN 70003 (♂, H), MN 73778 (♀, H), MN 75817 (♂, H), MN 75831 (♂, H) and MN 76055 (♂, H).

*Trinomys eliasi*: LBCE 19639 (♂, H), LBCE 19640 (♀, S, H), LBCE 19645 (♂, S, H), MN 35884 (♀, S), MN 73194 (♂, S), MN 73263 (♀, S), MN 80936 (♂, S) and MN 80944 (♀, H) and MN 80963 (♂, H).

*Trinomys gratiosus*: MN 31370 (♂, S, H), MN 33517 (♀, H), MN 35883 (♀, S, H), MN 43807 (♀, S, H), MN 43821 (indeterminate sex, H), MN 67498 (♂, S), MN 73493 (♀, S) and MZUSP 29394 (indeterminate sex, H).

*Trinomys iheringi*: LBCE 16100 (♀, H), LBCE 16101 (♂, S, H), LBCE 16110 (♂, H), LBCE 16170 (♀, H), MN 43829 (♀, S), MN 62295 (♀, S), MN 69871 (♂, S) and MN 80985 (♂, H).

*Trinomys mirapitanga*: MN 48012 (♂, S, H) e MN 48013 (♂, S, H).

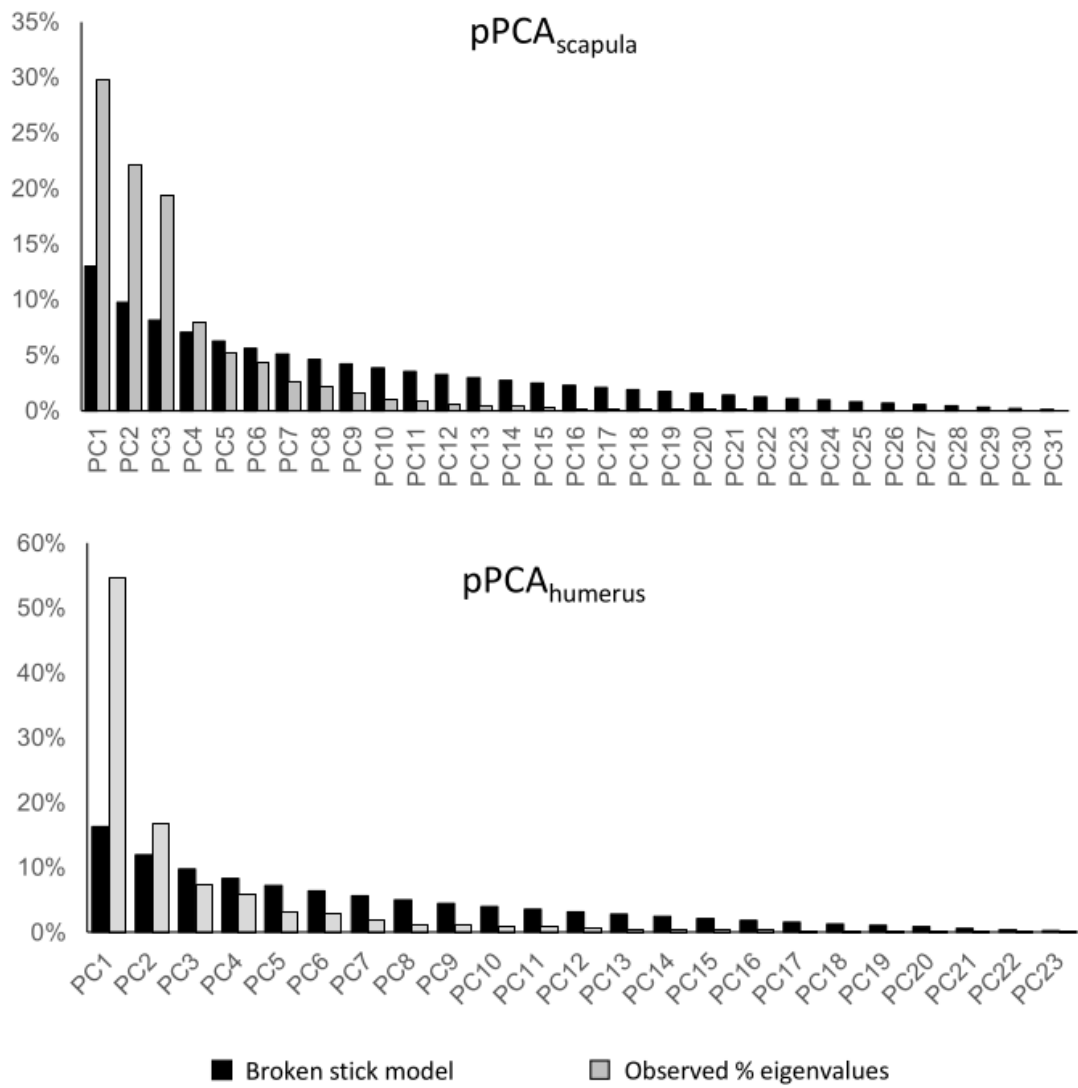
*Trinomys moojeni*: MN 73489 (♂, S), MN 73490 (♀, S), MN 73491 (♂, S, H) and MN 73492 (♂, S).

*Trinomys paratus*: LBCE 17652 (♀, H), LBCE 17658 (♀, H), LBCE 17662 (♂, H), MN 31406 (♂, S), MN 31407 (♀, S), MZUSP 29419 (♂, H) and MZUSP 29420 (♀, H).

*Trinomys setosus*: LBCE 18108 (♀, H), LBCE 18112 (♀, H), MN 31441 (♂, S, H), MN 31442 (♀, S), MN 31448 (♀, S, H), MN 68152 (♂, S), MN 68153 (♀, S) and MN 72736 (♂, H).

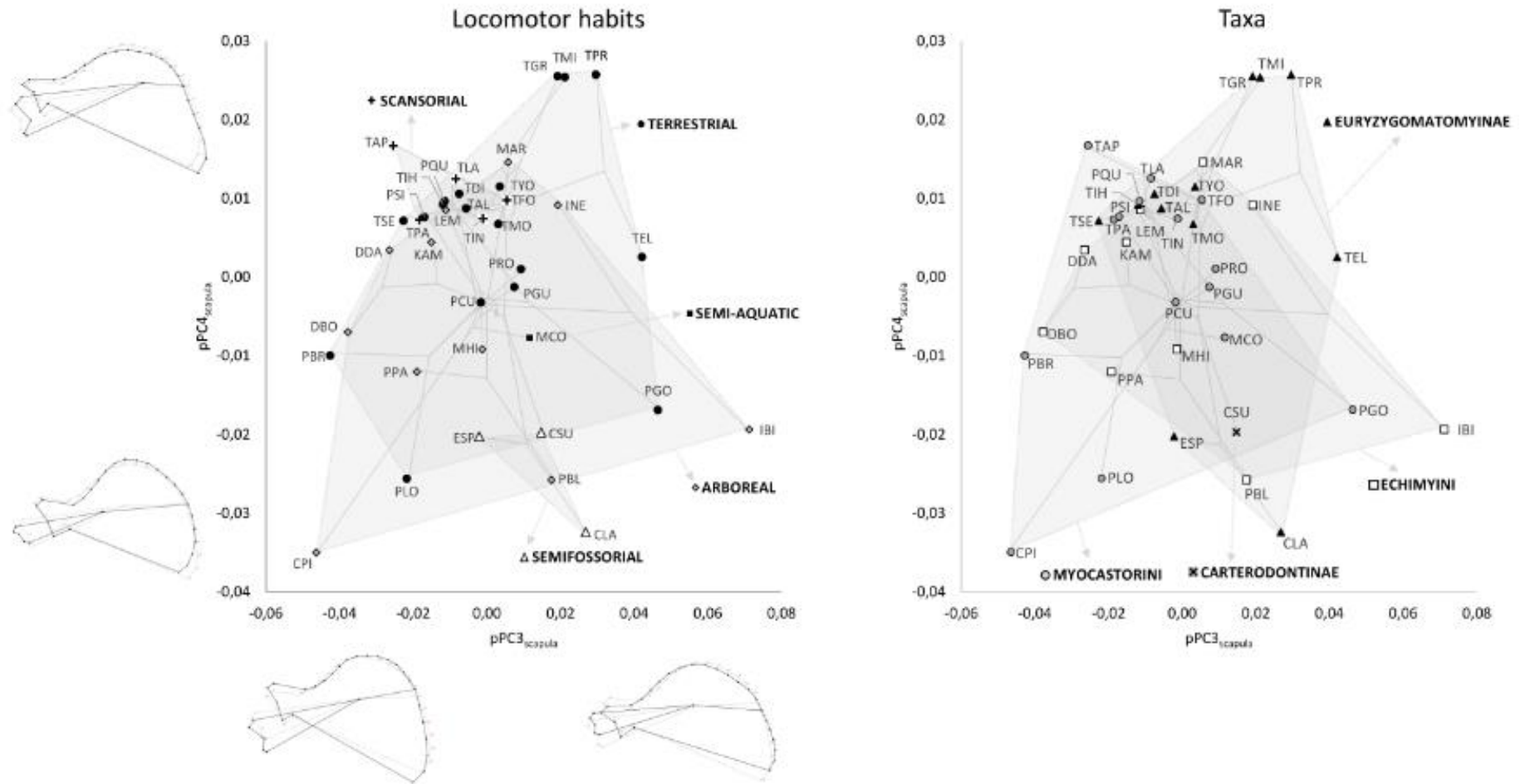
*Trinomys yonenagae*: MN 44812 (♂, S, H), MN 44813 (indeterminate sex, S), MZUSP 28898 (♀, S, H), MZUSP 28902 (♂, S), MZUSP 28909 (♀, S), MZUSP 28915 (♀, S), MZUSP 28917 (♀, S) and MZUSP 28919 (♂, S).

## Apêndice 2



Valores dos PCs resultantes do Brock Stick Model.

### Apêndice 3



A distribuição dos táxons no morfoespaço formado pelo pPC3 e o pPC4.

## 4. DISCUSSÃO GERAL

### 4.1 Os hábitos locomotores e os efeitos ecomorfológicos

A cintura escapular dos mamíferos apresenta uma grande diversidade em sua estrutura, o que é, em parte, devido às especializações muito marcadas nos distintos hábitos locomotores dos mamíferos em geral (Iwaniuk *et al.*, 1999; Neves, 2003). Assim, as diferenças morfológicas são esperadas dadas às interações entre os sistemas músculo-esquelético e o estresse imposto pelas condições ambientais, especialmente em relação às diferenças estruturais dos habitats utilizados. Assim, como muitos ossos, a escápula e o úmero são estruturas que têm como finalidade principal a locomoção e a fixação de diversos músculos, sendo muito estudados com o intuito de avaliar se evoluíram como uma unidade integrada ou como uma coleção de partes distintas (Swiderski, 1993; Morgan, 2009).

As diferentes demandas dos habitats exigem maior plasticidade fenotípica do esqueleto dos mamíferos para responder às necessidades funcionais à sobrevivência (Oxnard, 1968; Neves, 2003). Em função disso, é esperado que estejam armazenadas no esqueleto dos mamíferos, informações sobre adaptações específicas que contribuíram para a ocupação dos distintos ambientes, e ainda, sobre a evolução na morfologia das estruturas (Smith & Savage, 1955). Abalizada em tais princípios, a análise ecomorfológica busca avaliar as relações entre a estrutura e sua função com particularidades relevantes do meio (Neves, 2003). Consequentemente, pode ser evidenciada as relações entre estruturas e suas funções na organização de comunidades em uma descrição evolutiva (Losos & Miles, 1994; Neves, 2003). A alta diversidade de hábitos locomotores está ligada à ocupação de distintos ambientes o que torna os roedores caviomorfos excelentes modelos de estudos ecomorfológicos e locomotores (Rocha-Barbosa, 2015).

É importante salientar que devido a morfologia da escápula possibilitar quantificações morfométricas, e ainda, por elas conterem uma abundante variação pertinente à ecologia e à filogenia, a escápula é particularmente adequada para estudos ecomorfológicos e de evolução morfológica (Astúa, 2009). Especificamente, os músculos da escápula ficam inseridos em tuberosidades presentes no úmero (Pirlot, 1976; Thorington *et al.*, 1997) que controlam diversas funções do membro anterior (Senturia, 1995; Neves, 2003), permitindo assim adaptações a diversos hábitos locomotores.



As deformações representadas pelas mudanças de formas em nossas análises revelaram variações significativas quanto à diversas regiões da escápula. Em nossas análises, a tribo Euryzygomatomyini e parte da tribo Myocastorini (incluindo *Myocastor*, a maioria dos *Proechimys* e *Thrichomys laurentius*) apresentou uma escápula mais estreita, evidenciando que os hábitos locomotores terrestres e, principalmente, semiaquático (*Myocastor*) e semifossorial (tribo Euryzygomatomyini) não demandam grande uso da lâmina escapular. Ainda que a lâmina escapular esteja intimamente relacionada com a dimensão e posição dos músculos anexos, bem como com a rotação e direção da escápula (Hildebrand, 1985; Szalay & Sargis, 2001; Fisher *et al.*, 2002; Sargis, 2002). É desconhecido o motivo pelo qual o processo coracóide é mais alongado e ao mesmo tempo o tubérculo infraglenoidal é mais curto e quais as implicações destas formas. Sabe-se apenas que o processo coracóide restringe os movimentos laterais do membro anterior (Lehmann, 1963). Seckel & Janis (2008) mostraram que um metacrômio longo, estreito e caudalmente dirigido é uma característica comum em pequenos mamíferos cursoriais, incluindo os caviomorfos (Morgan, 2009). Todas as formas escapulares respectivas a cada gênero podem ser observadas na (Figura: 1).

O úmero é fundamental na interpretação das conformações locomotoras e posturais, pois fica entre as articulações do ombro e cotovelo, estruturas que determinam os movimentos e a posição do membro anterior em relação a vários suportes (Youlatos *et al.*, 2012). Deste modo, várias características do úmero, como a forma da cabeça do úmero, a forma e o posicionamento das tuberosidades, bem como as ligações musculares associadas, são influenciadas pelos inúmeros movimentos do ombro que é uma estrutura que auxilia na reconstrução de padrões locomotores (Wright *et al.*, 2007; Youlatos *et al.*, 2012), e ainda, na direção, frequência e intensidade do estresse nos padrões de movimentos dos membros anteriores (Ruff, 2002; Youlatos *et al.*, 2012).

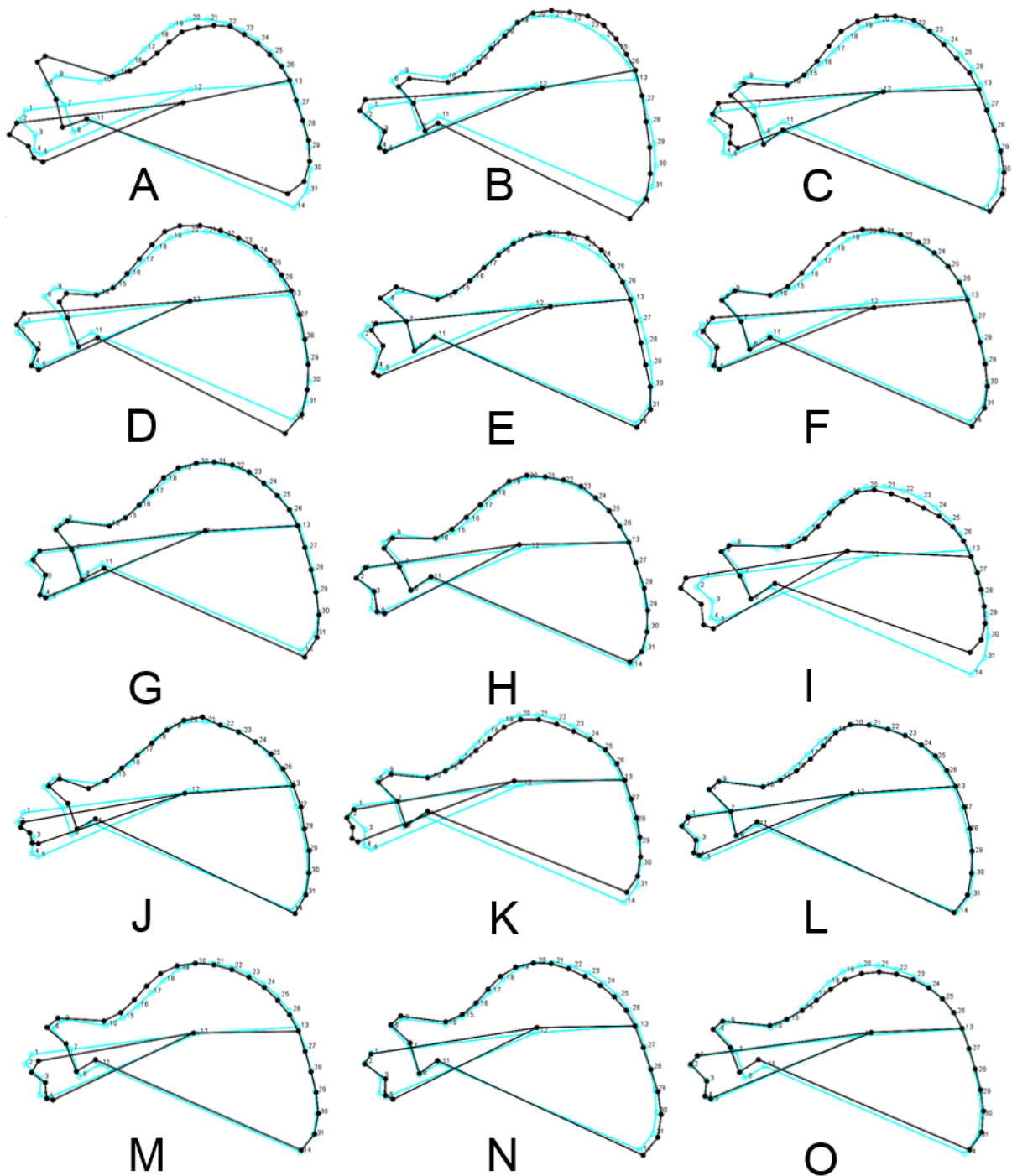


Figura 1. Alterações vetorizadas da forma escapular dos gêneros organizados quanto ao hábito locomotor. Arbóricolas - (A) *Callistomys*, (B) *Dactylomys*, (C) *Isothrix*, (D) *Kannabateomys*, (E) *Lonchothrix*, (F) *Makalata*, (G) *Mesomys*, (H) *Phyllomys*; Semiaquático - (I) *Myocastor*; Semifossorial - (J) *Carterodon*, (K) *Clyomys*, (L) *Euryzygomatomys*; Terrestres - (M) *Proechimys*, (N) *Thrichomys*, (O) *Trinomys*. A configuração em azul claro corresponde à forma média enquanto que a configuração preta corresponde à deformação da estrutura.

As principais características relacionadas a distribuição dos gêneros no filomorfoespaço do úmero são referentes à grande diferença das formas umerais dos roedores semifossoriais, fazendo com que sejam o grupo que apresenta as maiores

distâncias relativas dos demais hábitos locomotores. Essas distâncias são provenientes de proporções robustas nas epífises e na diáfise de uma elevada tuberosidade deltoide mais próxima da cabeça do úmero. Essas características são as mais acentuadas em relação aos demais hábitos locomotores presentes nos equimiídeos. Os demais destaques na distribuição dos equimiídeos no filomorfoespaço do úmero são referentes aos gêneros *Carterodon* e *Thrichomys*. *Carterodon* apesar de ser um roedor semifossorial, manteve-se distribuído junto aos equimiídeos arborícolas, assim como no filomorfoespaço da escápula. O filomorfoespaço para o úmero destacou ainda na sua distribuição, uma maior separação entre o gênero *Thrichomys* e os equimiídeos arborícolas e terrestres em relação ao filomorfoespaço da escápula, evidenciando assim, sua forma intermediária. Todas as formas umerais respectivas a cada gênero podem ser observadas na (Figura: 12).

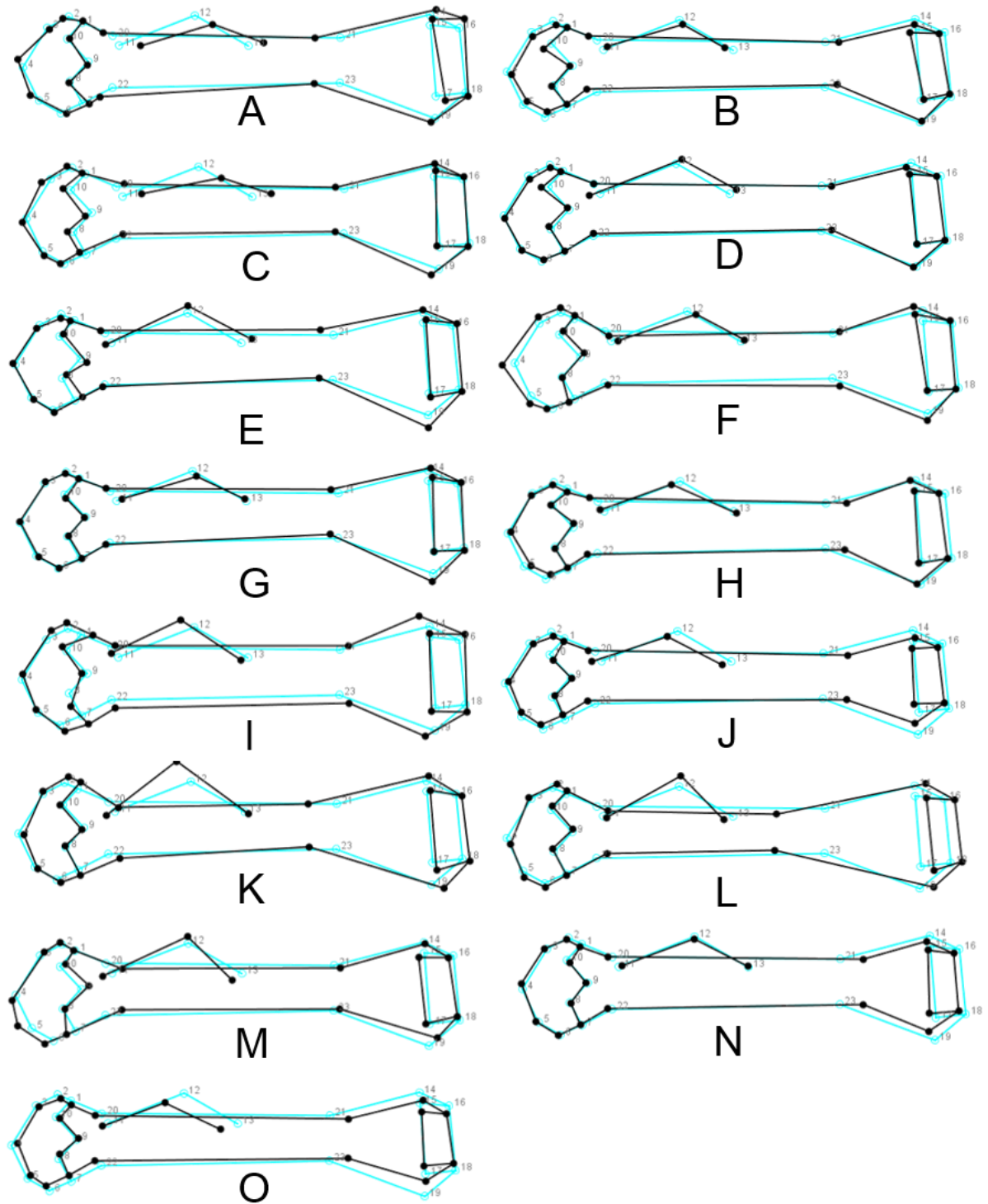


Figura 2. Alterações vetorizadas da forma umeral dos gêneros organizados quanto ao hábito locomotor. Arborícolas - (A) *Callistomys*, (B) *Dactylomys*, (C) *Isothrix*, (D) *Kannabateomys*, (E) *Lonchothrix*, (F) *Makalata*, (G) *Mesomys*, (H) *Phyllomys*; Semiaquático - (I) *Myocastor*; Semifossorial - (J) *Carterodon*, (K) *Clyomys*, (L) *Euryzygomatomys*; Terrestres - (M) *Proechimys*, (N) *Thrichomys*, (O) *Trinomys*. A configuração em azul claro corresponde à forma média enquanto que a configuração preta corresponde à deformação da estrutura.

A estruturação apresentada pelos táxons de equimídeos no filomorfoespaço evidencia que a variação na forma da escápula reflete mais a estrutura filogenética da

família do que a diversidade de hábitos locomotores, resultados estes semelhantes aos encontrados por Morgan (2009). Tratando-se do úmero, a estruturação é exatamente contrária, pois a distribuição dos equimiídeos no filomorfoespaço reflete mais os hábitos locomotores. Assim, como os caviomorfos possuem diferentes hábitos locomotores, estudos que utilizam distintos ossos de estruturas pós-cranianas de caviomorfos tornam-se importantes ferramentas na caracterização da morfologia das formas pós-cranianas e ao mesmo tempo, indicando quais fatores possivelmente estão ligados à diferentes estruturas em um mesmo animal (Weisbecker & Schmid, 2007; Morgan & Álvarez, 2013). São necessários ainda, mais trabalhos utilizando os ossos de roedores pouco representados, como por exemplo, os roedores semiaquáticos, assim como foi realizado para roedores arborícolas por Candela & Picasso (2008). Devem ser realizados mais trabalhos como o nosso a fim de possibilitar a compreensão das variações da forma em estruturas pós-cranianas como é realizado especificamente para roedores cursoriais (Rocha-Barbosa *et al.*, 2005; Rolian, 2008) e, principalmente, fossoriais e semifossoriais (Steiner-Souza *et al.*, 2010; Tavares *et al.*, 2020).

#### **4.2 Efeitos alométricos na morfologia da escápula e do úmero**

Pequenos mamíferos como os roedores possuem o centro de gravidade mais próximo dos membros posteriores para que os anteriores provavelmente suportem menos peso. Devido a seu menor tamanho, os roedores têm esqueletos mais fortes relativamente aos grandes mamíferos (Goldstein, 1972). Apesar dos ossos longos serem relativamente mais pesados em grandes mamíferos, a massa esquelética aumenta a uma taxa mais rápida em pequenos mamíferos do que em grandes mamíferos (Christiansen, 2002). A circunferência das diáfises e a massa corporal são altamente conservadas em mamíferos e sugerem que os principais ossos que sustentam o peso são apenas fracamente influenciados pelas forças variadas exercidas pela compressão sobre os membros (Campioni & Evans, 2012). Dessa forma, Christiansen (1999) verificou que mamíferos, em média, não têm ossos dos membros desproporcionalmente grossos nem mesmo mais curtos do que o previsto para sua massa corporal. Apesar disto, devido à necessidade de força extra para resistir às cargas ambientais ocorridas durante a escavação, roedores escavadores possuem o úmero relativamente mais largo em comparação com roedores

escansoriais e terrestres de tamanhos semelhantes (Goldstein, 1972). Este resultado é corroborado por nosso trabalho.

Os estudos que investigam a correlação alométrica entre o efeito do tamanho e a massa corporal no úmero, reportam serem expressivos em médios e grandes mamíferos como felinos (Walmsley *et al.*, 2012), tamanduás e bichos-preguiça (de Oliveira & Santos, 2018) e em tatus e fósseis de tatus (Milne *et al.*, 2009). Apesar desta correlação entre massa corporal e tamanho ser menos comum em pequenos mamíferos, esta correlação, embora fraca, foi encontrada em toupeiras (Sansalone *et al.*, 2017) e roedores murídeos e geomídeos (Hedrick *et al.*, 2020). Entretanto, esta correlação não foi encontrada em nosso estudo. A ausência deste efeito é comum para a escápula e o úmero de caviomorfos e talvez esteja associado à pequena massa corporal da maioria dos roedores caviomorfos com massa inferior a 4 Kg, conforme observado na literatura em pequenos mamíferos (Casinos *et al.*, 1993; Fernández *et al.*, 2000; Iriarte-Díaz, 2002; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013), de modo similar à ausência do efeito do tamanho sobre a forma de vértebras lombares em equimiídeos (Netto & Tavares, 2021). A morfologia do úmero está mais ligada às demandas do hábito locomotor do que à filogenia do grupo e fortemente ligada ao efeito alométrico no pequeno tamanho dos roedores (Goldstein, 1972; Bou *et al.*, 1987). Assim, apesar do úmero ser uma estrutura bem estudada em roedores (Iriarte-Díaz, 2002; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Campione & Evans, 2012; Morgan & Álvarez, 2013), nosso trabalho é pioneiro na caracterização e distinção da escápula e do úmero de gêneros equimiídeos, utilizando morfometria geométrica para investigar as relações entre a alometria, ecomorfologia e filogenia presentes nas estruturas pós-cranianas.

#### **4.3 Efeitos filogenéticos na morfologia da escápula e do úmero**

A variação morfológica da escápula dos equimiídeos está ligada à filogenia exibindo um sinal filogenético fraco, porém significativo e, por isso, desempenhando um papel determinante na estruturação filogenética das espécies. Tavares & Pessôa, (2020) observaram que a morfologia e a sobreposição entre os diferentes hábitos locomotores de equimiídeos é menor em relação a outros grupos de pequenos roedores como os murídeos. Diferentemente da escápula, o úmero dos mamíferos é provavelmente uma das estruturas do esqueleto apendicular anterior que mais

concentra especializações morfológicas funcionais e adaptativas para o hábito locomotor (Szalay & Sargis, 2001; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Morgan & Álvarez, 2013).

O sinal filogenético fraco apresentado para a escápula é congruente à sobreposição no filomorfoespaço pelos quatro principais clados analisados. Este resultado está ligado às distribuições encontradas dentro dos táxons como *Myocastorini*, explicando assim, a semelhança nas formas de *Proechimys*, *Thrichomys* e *Trinomys* e o quanto as formas destes gêneros são diferentes de *Myocastor* e *Callistomys* dos demais roedores miocastoríneos, como pode ser observada no filomorfoespaço. A proximidade entre *Myocastor* e *Callistomys* foi observada por Courcelle *et al.* (2019). Esses dois gêneros são grupos irmãos e compartilham o mesmo cariótipo e uma semelhante forma escapular.

Em diversos estudos utilizando o úmero, foi encontrado um alto e significativo sinal filogenético para mamíferos: primatas (O'Neill & Dobson, 2008), felinos (Walmsley *et al.*, 2012), mustelídeos (Fabre *et al.*, 2013), hominídeos (Holliday & Friedl, 2013), carnívoros (Martín-Serra *et al.*, 2014), quirópteros (López-Aguirre *et al.*, 2021) e até mesmo na cabeça do úmero de cangurus gigantes extintos (Janis *et al.*, 2020). Pérez *et al.*, (2021) encontraram sinal filogenético significativo em duas regiões de cinco analisadas no úmero de roedores octodontóides, validando o trabalho de Morgan & Álvarez (2013) que investigaram de igual modo, a forma do úmero de roedores octodontóides. Existem ainda, alguns trabalhos que analisaram o úmero em um contexto filogenético e encontraram sinal filogenético significativo para a correlação entre a estrutura óssea, o tamanho e o estilo de vida de diversos mamíferos (Amson & Bibi, 2021), e ainda, na relação entre o comportamento de agarrar e a morfologia do úmero (Fabre *et al.*, 2019). Utilizando microtomografia do úmero, embora sem um contexto filogenético, foi encontrado sinal filogenético positivo nas artérias localizadas na diáfise do úmero de mustelídeos (Houssaye & PrévotEAU, 2019).

A subfamília *Euryzygomatomyinae* encontra-se concentrada nos escores altos do PC1, evidenciando a proximidade de *Clyomys* e *Euryzygomatomys* nos filomorfoespaços recuperados, entretanto, distantes de *Carterodon* que possui uma morfologia escapular distinta, apesar de compartilharem características semelhantes na forma craniana, frequentemente são atribuídos a estes três gêneros um clado

(Carvalho & Salles, 2004; Emmons, 2005; Verzi *et al.*, 2016). Embora contrastando a estas semelhanças, as recentes filogenias recuperadas para estes gêneros, sugerem que *Carterodon* integre uma linhagem muito divergente dentro de *Echimyidae*, sendo alocado em sua própria subfamília, *Carterodontinae* (Fabre *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019).

O filomorfoespaço da escápula evidencia em *Trinomys* o outro gênero eurizigomatômíneo, uma estruturação filogenética com três linhagens: uma na parte mais inferior da distribuição composta por *T. albispinus*, *T. eliasi*, *T. paratus*, *T. setosus* e *T. yonenagae* e outra linhagem mais acima da distribuição composta por *T. dimidiatus*, *T. graciosus*, *T. iheringi*, e *T. moojeni*. E, por fim, *T. mirapitanga* encontra-se isolado dos demais *Trinomys*, ocupando a região mais alta da distribuição deste gênero.

A morfologia externa do gênero *Thrichomys* é muito semelhante à morfologia externa de *Proechimys* e *Trinomys* comparada aos demais equimiídeos. A distribuição do gênero *Thrichomys* no filomorfoespaço da escápula demonstra que este grupo de roedores, tratados como escansoriais em nossas análises, fica entre os gêneros *Proechimys* e *Trinomys*. Entretanto, *Thrichomys* fica entre os roedores terrestres e os roedores arborícolas quando observada a sua distribuição no filomorfoespaço do úmero para locomoção, evidenciando assim, que a morfologia escapular destes roedores está fortemente ligada a fatores filogenéticos enquanto a morfologia do úmero está mais ligada a fatores ecomorfológicos.

A estruturação do úmero está fortemente ligada ao hábito locomotor, fracassando qualquer tentativa de estruturação dos táxons na distribuição dos PCs conforme as distribuições no filomorfoespaço encontradas para a escápula. Embora *Clyomys laticeps* e *Euryzygomatomys spinosus* se encontrem afastados dos demais roedores da subfamília *Euryzygomatomyinae*, assim como *Callistomys pictus* e *Myocastor coypus* se encontram distantes dos demais roedores da tribo *Myocastorini*. Deve-se destacar que *C. sulcidens* encontra-se distribuído juntamente com os roedores arborícolas, nas análises de PC da escápula e do úmero, assim como resultados anteriores encontrados com a cintura pélvica, fêmur e vértebras (Tavares & Pessoa, 2020; Netto & Tavares, 2021).



#### **4.4 A morfologia da escápula e do úmero dos equimiídeos terrestres**

Apesar de haver claras distinções entre as estruturas pós-cranianas de animais terrestres e arborícolas, a hipótese de Jenkins pressupõe que as diferenças morfológicas entre esqueletos pós-cranianos de pequenos mamíferos arborícolas e terrestres devem ser quase indistinguíveis, baseados na premissa de que a morfologia presente em ambos modos locomotores passaram por adaptações que exigiram o mesmo repertório locomotor na ocupação do ambiente arbóreo e terrestre (Jenkins, 1974; Jenkins & Parrington, 1976). Entretanto, Jenkins & Parrington (1976) afirmavam em seu estudo que apenas mamíferos maiores, refletiriam o efeito de canalização de modos locomotores. Apesar disso, estudos detalhados sobre a morfologia funcional e estudos com análises multivariadas com base em medições lineares, ambos os estudos utilizando esqueletos pós-cranianos de pequenos mamíferos arborícolas e terrestres (Sargis, 2002a, 2002b; Salton & Sargis, 2008, 2009; Samuels & Van Valkenburgh, 2008; Nations *et al.*, 2019; Grossnickle *et al.*, 2020; Weaver & Grossnickle, 2020) e demonstraram que arborícolas e terrestres mostram adaptações locomotoras distintas em pequenos mamíferos.

As morfologias escapulares dos equimiídeos terrestres encontradas em nosso trabalho correspondem às relacionadas por Morgan (2009) e Ejzykowicz (2011). É de se esperar que a escápula de *Trinomys* apresente menores projeções do que a escápula de *Proechimys*, haja visto que *Trinomys* exhibe dimensões menores assim como menor massa corporal do que *Proechimys*. Embora sem analisar as estruturas pós-cranianas da espécie *Trinomys yonenagae*, alguns autores a tratam como uma espécie de hábito fossorial (Rocha, 1995; Manaf & Spinelli Oliveira, 2000; Luchesi, 2010; Manaf *et al.*, 2003; Sena, 2007; Santos & Lacey, 2011; Cantano, 2013) ou semifossorial (Barros *et al.* 1998; Sena, 2007). Nossos resultados demonstraram que a morfologia escapular das espécies do gênero *Trinomys* difere da morfologia dos semifossoriais, assim como observado por Tavares *et al.*, (2019) e há ainda, diferenças escapulares intraespecíficas para o gênero *Trinomys*. Apesar de algumas espécies como *Trinomys albispinus*, *Trinomys paratus*, *Trinomys setosus* e *Trinomys yonenagae* se agruparem ao redor de roedores semifossoriais amostrados no filomorfoespaço da escápula, é provável que esta proximidade esteja ligada à filogenia e não ao hábito locomotor.

Os filomorfoespaços de ambas estruturas analisadas (escápula e úmero), indicaram ser a escápula mais eficiente na separação dos gêneros terrestres *Proechimys* e *Trinomys* do que o úmero, apesar da morfologia do úmero de ambos os gêneros possuir proporcionalmente, mais distinções morfológicas do que a escápula. Entretanto, essas distinções morfológicas não foram suficientes para podermos identificar por qual motivo a escápula distinguiu melhor esses dois gêneros no filomorfoespaço. Apesar de alguns autores tratarem *T. yonenagae* como semifossorial ou fossorial, a morfologia umeral do gênero *Trinomys* apresentou uma diáfise estreita e uma tuberosidade deltoide menor e afastada da cabeça do úmero, características estas, inversamente proporcionais às encontradas na morfologia do úmero dos roedores semifossoriais, assim como os resultados observados para a escápula.

O gênero *Thrichomys*, tratado como escansorial neste trabalho, apresenta as formas mais próximas da média dentre todos os roedores analisados. Ainda que na literatura este gênero seja amplamente tratado como terrestre (Morgan, 2009; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares *et al.*, 2018b), nós consideramos *Thrichomys* como escansorial com base em outros estudos (Lacher & Alho, 1989; Weisbecker & Schmid, 2007; Patterson & Velasco, 2008), em razão do comportamento apresentado pelo mesmo de escalar lajedos de pedra e arbustos, principalmente quando em fuga (Hannibal *et al.* 2019). É provável que suas formas médias sejam o motivo pela qual estes roedores estejam representados em todos os filomorfoespaços entre os roedores arborícolas e terrestres uma vez que contemplamos um maior número de espécies do gênero *Thrichomys*, nossos resultados diferiram dos apontados por Ejzykowicz (2011), que utilizou apenas *T. pachyurus* e *T. inermis*. Por isso, exibindo médias diferentes para nosso trabalho e, apontando assim, a necessidade de sempre utilizar um maior número de espécies.

#### **4.5 A morfologia da escápula e do úmero dos equimiídeos semifossoriais**

A morfologia escapular dos equimiídeos semifossoriais evidencia que estes roedores possuem um alongamento da espinha da escápula porém, essa escápula é a mais estreita dentre os equimiídeos, com um menor acrômio e metacrômio de acordo com os resultados apresentados por Monteiro & Abe, (1999) e Ejzykowicz, (2011). As formas escapulares apresentadas por *Clyomys* e *Euryzygomatomys* são mais similares entre si do que a apresentada por *Carterodon*, que possui uma região

de inserção de músculos com o úmero menos robusta (Figura 1). Contudo, este fato não responde porque o gênero *Carterodon* se encontra localizado mais próximo dos arborícolas do que dos outros semifossoriais em ambos filomorfoespaços.

Os ossos longos dos roedores caviomorfos como o úmero, embora bastante generalizados, são relevantes para a distinção de alguns dos principais grupos locomotores, particularmente nas espécies fossoriais e cursoriais (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Steiner-Souza *et al.*, 2010; Elissamburu & de Santis, 2011; Tavares *et al.*, 2020). Isto se deve porque em espécies escavadoras, estruturas como a escápula, rádio, ulna, mãos e garras aliados ao úmero, formam um sistema mecânico de grande importância na escavação (Steiner-Souza *et al.*, 2010). O úmero de roedores fossoriais e semifossoriais se diferencia muito das demais formas umerais por serem úmeros muito mais robustos e com uma maior área de superfície articular para estabilização do cotovelo; deltoide mais distal e epicôndilos mais amplos, que dão maior vantagem mecânica ao membro anterior (Morgan & Álvarez, 2013; Morgan & Verzi, 2006; Tavares *et al.*, 2020; Steiner-Souza *et al.*, 2010).

Estudos sobre o bipedalismo e quadripedalismo de mamíferos geralmente focam questões sobre fossorialidade e ambientes desérticos (Djawdan, 1993; Price, 1993; Bailey *et al.*, 2001). Esta associação ocorre por ser comum nos mamíferos que habitam ambientes desérticos, o hábito fossorial ou semifossorial como modo de proteção de predadores para a ocupação destes ambientes (Busch *et al.*, 2000). A bipedalidade é outra estratégia de proteção exibida por mamíferos de ambientes xéricos e abertos (McGowan & Collins, 2018), sendo considerada mais eficaz durante o escape de predadores do que uma marcha quadripedal e isto é possível porque o bipedalismo permite maior velocidade, resposta mais rápida a ataques, mudanças repentinas de direção e melhor detecção de rapinantes (Taraborelli *et al.*, 2003). Embora a bipedalidade tenha surgido de forma independente cinco vezes em mamíferos, devido a fuga de predadores (McGowan & Collins, 2018), ela não é considerada presente em caviomorfos. Apesar disto, alguns representantes caviomorfos permanecem apoiados somente pelas patas traseiras em algumas ocasiões durante a alimentação como faz a cutia (*Dasyprocta sp.*), a pacarana (*Dinomys branickii*) e o rabo-de-facho (*Trinomys yonenagae*) para fugir de predadores. Todavia, é razoável supor que as semelhanças encontradas entre *Trinomys yonenagae* que habita em dunas e os roedores de deserto, sejam convergências

adaptativas, como por exemplo, uma redução do tamanho, uma maior bula timpânica, uma pelagem críptica, patas posteriores compridas (permitindo grandes saltos) e uma cauda alongada, exibindo na extremidade um pincel de pelos que auxilia na estabilização e na manobrabilidade em corridas e saltos (Rocha, 1995; Rocha *et al.*, 2007).

O úmero dos roedores caviomorfos semifossoriais é bastante estudado (Candela & Picasso 2008; Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Elissamburu & de Santis, 2011; Morgan & Álvarez, 2013), principalmente no gênero *Ctenomys* (Casinos *et al.*, 1993; Morgan & Verzi, 2006; Lessa *et al.*, 2008; Hopkins & Daves, 2009; Steiner-Souza *et al.*, 2010), através de trabalhos que tratam principalmente da morfologia e do hábito locomotor envolvendo o úmero. Entretanto, o único estudo utilizando o úmero e que trata apenas de roedores equimiídeos, contempla apenas os semifossoriais (Tavares & Pessôa, 2019), evidenciando assim a necessidade de mais estudos com o úmero, assim como, com a escápula envolvendo demais hábitos locomotores dos equimiídeos.

#### **4.6 A morfologia da escápula e do úmero do equimiídeo semiaquático**

O gênero *Myocastor*, único equimiídeo semiaquático, possui a maior massa corporal e o maior tamanho, conseqüentemente, possui a maior escápula entre todos os equimiídeos e sua distribuição no morfoespaço é consistente com as hipóteses filogenéticas, já que o equimiídeo mais próximo a ele, *Callistomys*, possui hábito arborícola. Entretanto, *Myocastor* possui similaridades escapulares com *Callistomys*, como um alongamento da espinha da escápula, uma maior região de fixação compreendida pelo acrômio e o metacrômio e o ângulo inferior da escápula com uma grande retração, fazendo com que a escápula seja mais achatada, evidenciando uma menor fossa infraespinhosa. Assim, é provável que estas similaridades escapulares respondam à proximidade filogenética destes gêneros. Seckel & Janes (2008) e Morgan (2009) utilizaram *Myocastor* em suas análises escapulares e seus resultados evidenciaram, assim como em nosso estudo, que a morfologia escapular reflete mais a filogenia do que o hábito locomotor, só que em ambos trabalhos, *Myocastor* e *Callistomys*, mesmo com hábitos locomotores distintos, não se distanciaram.

Dentre os equimiídeos, *Myocastor* possui o maior e mais robusto de todos os úmeros, possuindo a epífise distal muito robusta e evidenciada pelo alongamento de

ambos epicôndilos, assim como de toda a diáfise e, ainda, uma maior cabeça do úmero devido um alongamento da região do tubérculo menor. É comum em alguns gêneros um alongamento do epicôndilo medial, entretanto, *Myocastor* é o único equimiídeo que possui um alongamento do epicôndilo lateral.

Existem diversos estudos sobre a funcionalidade morfológica de mamíferos aquáticos ou semiaquáticos (Smith e Savage, 1956; Kerbis Peterhans & Patterson, 1995; Howell, 1970; Fish, 1996; Fish, 2000; Fish, 2016; Rahmat *et al.*, 2020), embora sejam escassos quando comparados aos demais hábitos locomotores. De igual modo, existem diversos estudos com *Myocastor* que tratam desde sua dieta e biologia reprodutiva até sua distribuição geográfica (Hillemann & Gaynor, 1961; Bueno, 2013; Espinelli, 2014; Kim *et al.*, 2019). Apesar de algumas estruturas pós-cranianas de *Myocastor* como ossos longos metapodiais (Weisbecker & Schmid, 2007); escápula (Seckel & Janis, 2008); fêmur e pélvis (Tavares & Pessôa, 2020) e vértebras (Netto & Tavares, 2021) já terem sido estudadas, espera-se que nosso trabalho contribua com a caracterização morfológica da escápula e do úmero de *Myocastor* e, conseqüentemente, acrescente o conhecimento sobre o hábito locomotor, a alometria, e a ecomorfologia de *Myocastor*.

#### **4.7 A morfologia da escápula e do úmero dos equimiídeos arborícolas**

É possível que a história evolutiva de alguns clados de vertebrados, incluindo mamíferos, tenha sofrido mudanças devido ao hábito de escalar, alterando padrões de competição e processos de diversificação (Scheffers *et al.*, 2013; Bars-Closel *et al.*, 2017; de Alencar *et al.*, 2017; Nations *et al.*, 2019). A escalada é um comportamento que facilita o acesso aos recursos acima do solo proporcionando novas oportunidades (Nations *et al.*, 2019). É provável que a propensão a subir (escansorialidade) possa ser o modo locomotor ancestral de mamíferos arborícolas placentários conforme indicado por trabalhos paleontológicos recentes, baseados em adaptações escansoriais e arborícolas observadas no registro fóssil (Ji *et al.*, 2002; Luo *et al.*, 2011). Não é incomum, recentes trabalhos documentarem o comportamento de escalar em espécies que até então, eram definidas unicamente como terrestres (Olson, 2015; Costa *et al.*, 2017; Hannibal *et al.*, 2019). Assim, pode se dizer que o modo locomotor de alguns pequenos mamíferos é desconhecido, assim como o modo locomotor de mamíferos extintos (Nations *et al.*, 2019).

Os arborícolas se destacam dos demais roedores equimiídeos por possuírem uma região mais abaulada entre o ângulo superior e o ângulo medial, uma espinha da escápula alta e uma superfície de articulação com o úmero mais robusta (Figura 1). Estas características podem ser observadas nos equimiídeos arborícolas que vivem em bambuzais (*Dactylomys* e *Kannabateomys*), entretanto, estes se distinguem dos demais arborícolas por possuírem um menor processo coracóide, um maior acrômio e um grande alongamento do ângulo inferior da escápula, fazendo com que haja um aumento da região da fossa infra-espinhosa. É possível que estas distinções escapulares expliquem a distância entre estes arborícolas de bambu dos demais, e quais seriam as demandas ecomorfológicas responsáveis pela forma escapular distinta exibida por *Callistomys* quando comparado aos demais roedores arborícolas.

A escápula peculiar de *Callistomys* apresenta formas distintas dos demais equimiídeos arborícolas, como uma espinha da escápula mais curvada inferiormente do que dos demais arborícolas, um grande processo coracóide, assim como um maior tubérculo infragleinoidal, um alongamento do acrômio e, por fim, uma menor fossa infra-espinhosa devido um encurtamento do ângulo inferior. As formas escapulares apresentadas na escápula de *Callistomys* são contrárias às formas exibidas pelos ratos de bambu (Figura 3). A distinção entre estas formas pode ser observada na distância entre *Dactylomys* e *Kannabateomys* no filomorfoespaço. A distribuição aproximada no filomorfoespaço das três espécies de rato de bambu estudadas, exibem os mais baixos escores para o PC1, sugerindo que a adaptação arborícola aos bambus pode ter tornado a curvatura da lâmina da escápula dessas espécies maior do que a dos demais gêneros arborícolas, aliado ao maior tamanho destes roedores, exibindo assim, uma importante evidência ecomorfológica.

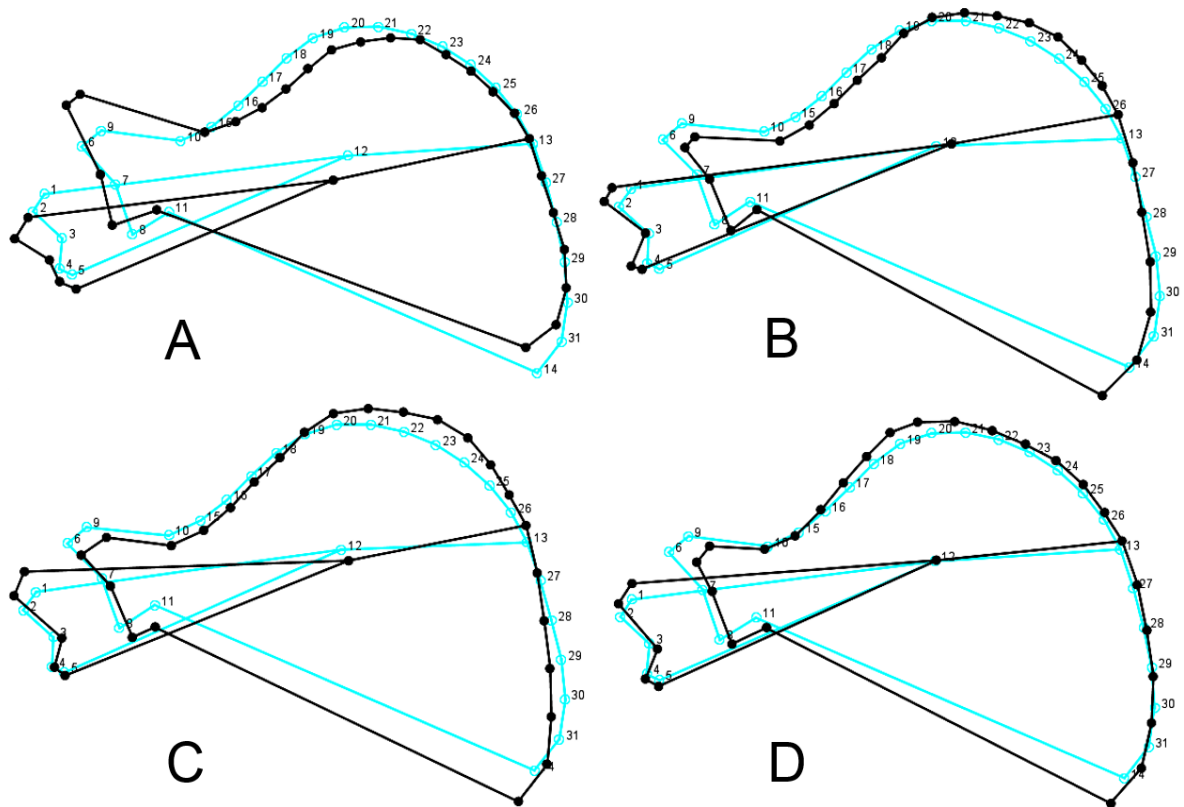


Figura 3. Figuras vetorizadas representando as deformações (linhas pretas) das formas escapulares de roedores equimiídeos. (A) *Callistomys pictus*, (B) *Dactilomys boliviensis*, (C) *Dactylomys dactylinus*, (D) *Kannabateomys amblyonyx*. As linhas claras representam a forma média dos equimiídeos.

O úmero dos equimiídeos arborícolas possui uma diáfise alongada. Entretanto, as estruturas que mais se destacam para estes roedores é o distanciamento da tuberosidade deltoide em relação à cabeça do úmero e um grande prolongamento do epicôndilo medial em relação aos demais equimiídeos não arborícolas. Estas duas características específicas dos arborícolas são caracteres diagnósticos importantes e, provavelmente, estão ligadas à demandas do hábito arborícola, quer seja na tração ou na impulsão dos movimentos. Tais características umerais foram observáveis em marsupiais e roedores de igual modo arborícolas (Argot, 2001; Coutinho & Oliveira, 2017; Morgan & Álvarez, 2013).

O músculo deltoide se origina na clavícula, no acrômio e na espinha da escápula e, por fim, se insere na tuberosidade deltoidea. Este músculo que recobre grande parte da cabeça do úmero está intrinsecamente ligado ao hábito locomotor, auxiliando a escápula na tração dos movimentos. O distanciamento da tuberosidade deltoide em relação à cabeça do úmero é maior em roedores arborícolas, pois estes roedores necessitam executar um maior alongamento deste músculo comparado aos

demais roedores não arborícolas. Os roedores terrestres e escansoriais possuem uma distância intermediária entre a tuberosidade deltoide e à cabeça do úmero. Os roedores semiaquáticos e semifossoriais por distenderem menos este músculo, possuem as menores distâncias entre a tuberosidade deltoide e a cabeça do úmero.

Apesar de haverem diversos trabalhos que contemplem a miologia de histricomorfos (Parsons, 1894; Lehmann, 1963; Woods, 1972; Hildebrand, 1978; Luckett & Hartenberger, 1985; Woods & Hermanson, 1985; Rocha-Barbosa, 2002; Zherebtsova & Platonov, 2020), são escassos os estudos que exploram e associam a arquitetura e a função músculo-esquelética de equimiídeos aos distintos hábitos locomotores dos equimiídeos. Esses estudos musculares poderiam auxiliar na compreensão dos distintos hábitos locomotores para os equimiídeos e no conhecimento do arranjo e do comprimento de outras estruturas, como as fibras musculares, que fazem parte da função muscular por estarem ligadas à velocidade e ao alongamento e encurtamento dos músculos (Lieber & Fridén, 2000). E, ainda, poder analisar a proximidade filogenética entre outros gêneros como foi feita por Woods, (1985) entre *Myocastor* e *Proechimys*.

Apesar de não haver um trabalho cientométrico avaliando a quantidade de estudos com a miologia e os crânios de caviomorfos, é possível que a quantidade de trabalhos com a miologia de caviomorfos, seja inversamente proporcional aos diversos estudos realizados com o crânio de caviomorfos, incluindo roedores equimiídeos, embora, majoritariamente estes trabalhos contemplem um único gênero e tratem dos problemas referentes a taxonomia exclusiva destes gêneros (Monteiro *et al.*, 1999; Corti *et al.*, 2001; dos Reis *et al.*, 2002I, 2002II; Pessôa, 2002; Nicola *et al.*, 2003; Pessôa *et al.*, 2004; Carvalho & Salles, 2004; Neves & Pessôa, 2011; Dalapicolla & Leite, 2015; Tavares *et al.*, 2016; Carvalhaes *et al.*, 2019; Raidan *et al.*, 2019; Laeger *et al.*, 2021). Apesar da grande quantidade de estudos com os crânios de equimiídeos e mesmo sendo a maioria dos equimiídeos arborícolas, estudos com crânios e estruturas pós-cranianas de equimiídeos arborícolas são escassos. Assim, fica evidente a necessidade da inclusão de mais exemplares de equimiídeos, principalmente arborícolas em coleções científicas. De igual modo, existe a necessidade de estudos que contemplem a diversidade craniana de distintos gêneros equimiídeos com o objetivo de saber quais os fatores atuantes na ecomorfologia desta estrutura e como atuam.



A complexidade evolutiva do crânio envolve o conhecimento da relação entre fatores ecomorfológicos e funcionais dos organismos, como dieta, uso do habitat, força da mordida, locomoção, tamanho do crânio e do cérebro (Eisenberg & Wilson, 1978; Budeau & Verts, 1986; Wroe & Milne, 2007; Shumway, 2008; Samuels, 2009; Motani & Schmitz, 2011; Dumont *et al.*, 2016; Maestri *et al.*, 2016; McLean *et al.*, 2018; Camargo *et al.* 2019).

Cérebros maiores indicam importantes adaptações para a locomoção e exploração de ambientes complexos e são correlacionados com a movimentação em três dimensões realizadas por algumas espécies (Eisenberg & Wilson, 1978; Eisenberg & Wilson, 1981). Sabe-se que a forma craniana prediz a atividade arbórea de alguns grupos de roedores (Budeau & Verts, 1986; Camargo *et al.* 2019). Esta adaptação arborícola é correlacionada ao aumento do cérebro, uma adaptação em animais que usam o espaço em três dimensões e precisam integrar informações de ambientes complexos (Eisenberg & Wilson, 1978; Eisenberg, 1981; Budeau & Verts, 1986; Bertrand *et al.*, 2017; Bertrand *et al.*, 2018; Camargo *et al.*, 2019). Desta maneira, sabendo que a família Echimyidae constitui um grupo importante na investigação da relação entre a morfologia craniana, modos locomotores e características locomotoras, é relevante avaliar se no crânio dos equimiídeos, principalmente arborícolas, ocorrem os mesmos efeitos.

## 5. CONCLUSÕES GERAIS

De acordo com a metodologia empregada e os resultados encontrados, é possível estabelecer que:

1- Através dos pontos anatômicos selecionados e com o uso da morfometria geométrica, foi possível representar e descrever as diferenças na forma das escápulas e úmeros para os hábitos locomotores e para as relações filogenéticas dos roedores equimiídeos.

2- Foi possível observar diferenças significativas entre os gêneros quanto à forma da escápula e do úmero. As principais deformações vetoriais encontradas na escápula são evidenciadas na região compreendida entre o acrômio e o metacrômio e na curvatura presente na fossa supra-espinhosa compreendida entre o ângulo superior e o ângulo medial. No úmero as principais diferenças são observadas nas duas epífises. As deformações observadas em ambas estruturas, servem como caráter taxonômico para os equimiídeos e estão ligadas ao hábito locomotor.

3- Foi possível observar que existe correlação alta e significativa entre o tamanho da escápula e do úmero com a massa corporal dos equimiídeos, porém, não foi encontrada correlação entre a forma de ambas estruturas com o tamanho delas, nem mesmo correlação entre a forma e a massa corporal das estruturas. Embora, tenha sido evidenciado que a variação das formas tem um sinal filogenético significativo e, simultaneamente, um forte componente alométrico.

4- Através das diferenças na forma e tamanho das estruturas analisadas foi possível observar como fatores alométricos, ecológicos e funcionais afetaram a evolução do esqueleto pós-craniano. Esse estudo evidenciou ainda, que as formas escapulares estão ligadas à filogenia enquanto as formas umerais estão ligadas aos diferentes hábitos locomotores dos equimiídeos. Estes dados sugerem uma diversificação ecomorfológica precoce de roedores caviomorfos acompanhando sua divergência filogenética.

5- Esse estudo fornece novos dados que contribuem para a compreensão da história evolutiva dos caviomorfos, bem como marcadores funcionais e filogenéticos na morfologia do esqueleto pós-craniano de equimiídeos, com potencial utilidade para outros caviomorfos e roedores. Desta forma, a morfometria geométrica deve ser mais explorada por taxonomistas e estendida a outras famílias de roedores e a outras

estruturas pós-cranianas, proporcionando um método barato, de fácil utilização, eficiente e com aplicabilidade em diversas estruturas.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams DC. A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Systematic Biology* 2014; 63: 685–697.

Adams D, Collyer M, Kaliontzopoulou A, Baken E. “Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. 2021; R package version 4.0.

Adams DC, Rohlf EJ, Slice DE. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Ital J Zool* 2004; 71: 5-16.

Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* 1980; 20: 653-667.

Alexander RM. *Exploring Biomechanics: Animals in Motion*. Scientific American Library, New York, 1992; 248 pp.

Álvarez A, Arévalo RLM, Verzi DH. Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biol J Linn Soc* 2017; 121: 907–922.

Álvarez A, Ercoli MD, Olivares AI, De Santi NA, Verzi DH. Evolutionary Patterns of Mandible Shape Diversification of Caviomorph Rodents. *J Mammal Evol* 2021; 28:47–58.

Álvarez A, Ercoli MD, Prevosti FJ. Locomotion in some small to medium-sized mammals: a geometric morphometric analysis of the penultimate lumbar vertebra, pelvis and hindlimbs. *Zoology* 2013; 116: 356–371.

Álvarez A, Perez IS, Verzi DH. Ecological and phylogenetic influence on mandible shape variation of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biol J Linnean Soc* 2011; 102:828–837.

Amarillo-Suárez A. R. Fox C. W. Population differences in host use by a seed beetle: local adaptation, phenotypic plasticity and maternal effects. *Oecologia* 2006; 150:247–258.

Amson E, Bibi F. Differing effects of size and lifestyle on bone structure in mammals. *BMC Biol* 2021; 19,87.

Anderson, S. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bull Am Mus Nat Hist* 1997; 231:1–652.

Antoine PO, Marivaux L, Croft DA, Billet G, Ganerød M, Jaramillo C, Martin T, Orliac MJ, Tejada J, Altamirano AJ, Duranthon F, Fanjat G, Rousse S, Gismondi RS. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proc R Soc B* 2012; 279:1319–1326.

Argot C. Functional-Adaptive Anatomy of the Forelimb in the Didelphidae, and the Paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. J Morphol 2001; 247:51–79.

Arnal M, Kramarz AG, Vucetich MG, Frailey CD, Campbell KE Jr. New Palaeogene caviomorphs (Rodentia, Hystricognathi) from Santa Rosa, Peru: systematics, biocronology, biogeography and early evolutionary trends. Pap Palaeontol 2020; 6(2):193-216.

Arnold P, Esteve-Altava B, Fischer MS. Musculoskeletal networks reveal topological disparity in mammalian neck evolution. BMC Evol Biol 2017; 17, 251.

Astúa D. Análise morfométrica do crânio e da mandíbula de marsupiais Didelfídeos: implicações ecológicas e funcionais. Dissertação de Mestrado, Universidade federal de Minas gerais 1998; xxiv, 154p.

Astúa D. Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). Evolution 2009; 63(9):2438-56.

Astúa D, Bandeira I, Geise L. Cranial morphometric analyses of the cryptic rodent species *Akodon cursor* and *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae). Oecologia Aust 2015; 19(1):143-157.

Atchley W, Hall B. A model for development and evolution of complex morphological structures. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1991; 66:101–157.

Azambuja RC, Ver Goltz L, Campos R. Sistematização das artérias da base do encéfalo em nutria (*Myocastor coypus*). Acta Sci Vet 2018; 46:1580.

Back W, van der Bogert AJ, van Weeren PR, van Briun G, Barneveld A. Quantification of the locomotion of Dutch Warmblood foals. Acta Anat 1993; 146:141–147.

Bailey AS, Adler F, Min Lai S, Asher M. A Comparison between bipedal and quadrupedal rats. Spine 2001; 26:308-313.

Baker HG. The evolution of weeds. Annu Rev Ecol Evol Syst 1974; 5:1–24.

Barros RC, Oliveira ES, Rocha PL, Branco LG. Respiratory and metabolic responses of the spiny rats *Proechimys yonenagae* and *P. iheringi* to CO<sub>2</sub>. Respir Physiol 1998;111(2):223-231.

Bars-Closel M, Kohlsdorf T, Moen DS, Wiens JJ. Diversification rates are more strongly related to microhabitat than climate in squamate reptiles (lizards and snakes). Evolution 2017; 71:2243–2261.

Batka RJ, Brown TJ, Mcmillan KP, Meadows RM, Jones KJ & Haulcomb MM. The Need for Speed in Rodent Locomotion Analyses. Anat Rec 2014; 297:1839–1864.

Bavaresco J, Rönnau M, Birck AJ. Morfologia do dente do nutria (*Myocastor coypus*). Rev Cient Med Vet 2017; 16(29):1-14.

Bellardita C, Kiehn O. Phenotypic Characterization of Speed-Associated Gait Changes in Mice Reveals Modular Organization of Locomotor Networks. Curr Biol 2015; 25:1–11.

Bennett AF, Huey RB. Studying the evolution of physiological performance. Oxford Surv Evol Biol 1990; 7:251–84.

Bertrand OC, Amador-Mughal F, Lang MM, Silcox MT. Virtual endocasts of fossil Sciuroidea: brain size reduction in the evolution of fossoriality. Paleontol 2018; 61:919– 948.

Bertrand OC, Amador-Mughal F, Silcox MT. Virtual endocast of the early Oligocene *Cedromus wilsoni* (Cedromurinae) and brain evolution in squirrels. J Anat 2017; 230, 128–151.

Bertrand OC, Flynn JJ, Croft DA, Wyss AR. Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the Early Oligocene Tinguiririca Fauna (Chile). Am Mus Novit 2012; 3750:1-36.

Bezerra AMR, Bonvicino CR. Genus *Clyomys* Thomas, 1916. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D’Elía G (eds) Mammals of South America, Volume 2 (Rodents). The University of Chicago Press, Chicago, 2015; pp 935–937.

Bezerra AMR, Marinho-Filho J, Carmignotto AP. A Review of the Distribution, Morphometrics, and Habit of Owl’s Spiny Rat *Carterodon sulcidens* (Lund, 1841) (Rodentia: Echimyidae). Zool Stud 2011; 50(5):566-576.

Biewener AA. Scaling of terrestrial support: differing solutions to mechanical constraints of size. In: Brown, J. H., West, G. B. (Eds.), Scaling in Biology. Oxford University Press, Oxford 2000; 51–66.

Biknevicius AR. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. J Zool 1999; 248:179–187.

Biknevicius AR, McFarlane DA, Macphee RDE. Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an extinct megafaunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. Am Mus Novit 1993; 3079:1–25.

Bittner NKJ, Mack KL, Nachman MW. Gene expression plasticity and desert adaptation in house mice. Evolution 2021; 1-15.

Blanco RE. 2008: The uncertainties of the largest fossil rodent. Proc R Soc B Biol Sci 2008; 275:1957–1958.

Blomberg SP, Garland T, Ives AR. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution 2003; 57: 717–745.

Bock WJ. Concepts and methods in ecomorphology. *J Biosci* 1994; 19(4):403-413.

Bock WJ, Wahlert GV. Adaptation and form-function complex. *Evolution* 1965; 19:269-299.

Boivin M, Ginot S, Marivaux L, Altamirano-Sierra AJ, Pujos F, Salas-Gismondi R, Tejada-Lara JV, Antoine PO. Tarsal morphology and locomotor adaptation of some late middle Eocene caviomorph rodents from Peruvian Amazonia reveal early ecological diversity. *J Vertebr Paleontol* 2018; 38: e1555164.

Bonvicino CR, de Oliveira JA, D'andrea PS. Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS 2008; 120p.

Bonvicino CR, Bezerra AM. Use of regurgitated pellets of barn owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 2003; 38:1–5.

Bonvicino, C. R., Otazu, I. B., & D'Andrea, P. S. Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Cytogenet Genome Res* 2002; 97:200–204.

Bookstein FL. Introduction to methods for landmark data. In: Rohlf FJ, Bookstein FL. (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, University. Michigan Museum Zoology Spec. Pub., 1990; 2:215–226.

Bookstein FL. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge 1991; 456p.

Bookstein FL. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *J Math Biol* 1996; 58:313–365.

Bothe GWM, Bolivar VJ, Vedder MJ, Geistfeld JG. Genetic and behavioral differences among five inbred mouse strains commonly used in the production of transgenic and knockout mice. *Genes, Brain and Behav.* 2004; 3:149–157.

Bou J, Casinos A, Ocaña J. Allometry of the limb long bones of insectivores and rodents. *J Morphol* 1987; 192(2) 113-123.

Braggio E, Bonvicino CR. Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *J Mammal* 2004; 85:316–320.

Bubadué JM, Hendges CD, Cherem JJ, Cerezer FO, Falconí TP, Graipel ME, Cáceres NC (2019) Marsupial versus placental: assessing the evolutionary changes in the scapula of didelphids and sigmodontines, *Biol J Linn Soc* 128(4):994–1007.

Budeau DA, Verts B. Relative brain size and structural complexity of habitats of chipmunks. *J Mammal* 1986; 67:579–581.

Bueno C. Ocorrência de *Myocastor coypus* Molina, 1782 no Estado do Rio de Janeiro. Bol Soc Bras Mastozool 2013; 66:9-11.

Burgin CJ, Colella, JP, Kahn PL, Upham NS. (2018). How many species of mammals are there? J Mammal 2018; 99(1):1–14.

Busch C, Antinuchi J, del Valle JC, Kittlein MJ, Malizia AI, Vassallo AI, Zenuto RR. Population Ecology of Subterranean Rodents. Life Underground: The Biology of Subterranean Rodents (Eileen A. Lacey, James L. Patton, Guy N. Cameron eds), 2000, p.191.

Cabrera AL. Catálogo de los mamíferos de América del Sur: Sirenia-Perissodactyla-Artiodactyla-Lagomorpha-Rodentia-Cetacea. Rev del Mus Argentino Ciencias Nat “Bernardino Rivadavia”, Ciencias Zoológicas 1961; 4:v-xxii + 309–732.

Camargo NF, Machado LF, Mendonça AF, Vieira EM. Cranial shape predicts arboreal activity of Sigmodontinae rodents. J Zool 2019; 308(2):128–138.

Campione NE, Evans DC. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. BMC Biol 2012; 10:60.

Candela AM, Muñoz NA, García-Esponda CM. The tarsal-metatarsal complex of caviomorph rodents: Anatomy and functional-adaptive analysis. J Morphol 2017; 278(6):828-847.

Candela AM, Picasso MBJ. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. J Morphol 2008; 269:552–593.

Cantano LMR. Epilepsia espontânea em *Trinomys yonenagae* (Rodentia, Echimyidae): ocorrência e comportamento. Dissertação de Mestrado / Lais Mendes Ruiz Cantano; orientadora Elisabeth Spinelli de Oliveira. -- São Paulo, 2013.112 f.

Cardoso GL, Lomônaco C. Variações fenotípicas em *Eugenia calycina*. Rev Bras Bot 2003; 26(1):131-140.

Carter J, Leonard BP. A review of the literature on the worldwide distribution, spread of, and efforts to eradicate the coypu (*Myocastor coypus*). Wildlife Soc Bull 2002; 30(1):162-175.

Cartmill M, Lemelin P, Schmitt D. Primate gaits and primate origins. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*. Ravosa, M. & Dagosto, M. (Eds). New York: Springer, 2007; 403–435.

Carvalhoes JG, Cordeiro-Estrela P, Hohl LSL, Vilela RV, D'Andrea PS, Rocha-Barbosa O. Variation in the skull morphometry of four taxonomic units of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae), from different Neotropical biomes. J Morphol 2019; 280:436–445.



Carvalhaes JG, Santos MM, Novaes RLM, Finotti R, Cerqueira R. Water conservation ability of three species of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorpha). *Oecologia Aust* 2015; 19:89–101.

Carvalho GAS, Salles LO. Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zool J Linnean Soc* 2004; 142:445–477.

Casinos A, Quintana C, Viladiu C. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae). *Zool J Linn Soc* 1993; 107, 107–115.

Chatterjee, S. The evolution of an airframe; in S. Chatterjee (ed.), *The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution*, second edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 2015; pp.9-19.

Cheng F, He K, Chen Z-Z, Zhang B, Wan T, Li J-T, Zhang B-W, Jiang X-L. Phylogeny and systematic revision of the genus *Typhlomys* (Rodentia, Platacanthomyidae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, 98(3):731–743, 2017.

Chen X, Milne N, O'Higgins P. Morphological variation of the thoracolumbar vertebrae in Macropodidae and its functional relevance. *J Morphol* 2005; 266: 167–181.

Cheverud, JM. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 1982; 36(3):499-516.

Chirchir H. A comparative study of trabecular bone mass distribution in cursorial and non-cursorial limb joints. *Anat Rec (Hoboken)*. 2015; 298(5):797-809.

Christiansen P. Mass allometry of the appendicular skeleton in terrestrial mammals. *J Morphol*. 2002; 251(2):195-209.

Christiansen P. Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared. *J Zool Lond* 1999; 247:333-348.

Cole TM, Lele S, Richtsmeier JT. A parametric bootstrap approach to the detection of phylogenetic signals in landmark data. In *Morphology, Shape and Phylogeny* 2003; 194-219.

Corti M, Aguilera M, Capanna E. Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South American spiny rats (Rodentia: Proechimys spp.) *J Zool* 2001; 253(4):537-547.

Costa FR, Clerici GP, Rosa PS, Ribeiro LL, Rocha-Barbosa O. Kinematic description of the vertical climbing of *Dasybus novemcinctus* (Xenarthra, Dasypodidae): The first report of this ability in armadillos. *Mastozool Neotrop* 2017; 24(2):451-456.

Courcelle M, Tilak MK, Leite YLR, Douzery EJP, Fabre PH. Digging for the spiny rat and hutia phylogeny using a gene capture approach, with the description of a new mammal subfamily. *Mol Phylogenetics Evol* 2019; 136:241–253.

Coutinho LC, de Oliveira JA, Pessôa LM. Morphological variation in the appendicular skeleton of Atlantic Forest sigmodontine rodents. *J Morphol* 2013; 274: 779–792.

Coutinho LC, de Oliveira JA. Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *J Anat* 2017; 231: 543–567.

Cox PG, Kirkham J, Herrel A. Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus*, and the function of the zygomaticomandibularis muscle. *Peer J* 2013; 1, e160.

Cox PG, Rayfield EJ, Fagan MJ, Herrel A, Pataky TC, Jeffery N S. Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS One* 2012; 7, e36299.

Craig JK, Foote CJ. Countergradient variation and secondary sexual color: phenotypic convergence promotes genetic divergence in carotenoid use between sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution* 2001; 55:380–391.

Craig JK, Foote CJ, Wood CC. Countergradient variation in carotenoid use between sympatric morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) exposes nonanadromous hybrids in the wild by their mismatched spawning colour. *Biological Journal of the Linnean Society* 2005; 84:287–305.

Crone SA, Zhong G, Harris-Warrick R, Sharma K. In Mice Lacking V2a Interneurons, Gait Depends on Speed of Locomotion. *J Neuroscience* 2009; 29(21):7098–7109.

Dalapicolla J, Leite YLR. Taxonomic implications of morphological variation in three species of *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) from eastern Brazil. *Zootaxa* 3919 (1): 061–080.

D'Anatro A, Lessa EP. Geometric morphometric analysis of geographic variation in the Río Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Ctenomyidae). *Mamm Biol* 2006; 71:288–298.

da Silva Neto EJ. Morphology of the regiones ethmoidalis and orbitotemporalis in *Galea musteloides* Meyen 1832 and *Kerodon rupestris* (Wied-Neuwied 1820) (Rodentia: Caviidae) with comments on the phylogenetic systematics of the Caviidae. *J Zool Syst Evol Res* 2000; 38(4), 219–229.

de Alencar LRV, Martins M, Burin G, Quental TB. Arboreality constrains morphological evolution but not species diversification in vipers. *Proc Royal Soc B: Biol Sci* 2017; 284:20171775.

Debat V, Alibert P, David P, Paradis E, Auffray JC. Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *R Soc Lond* 2000; 267:423-430.

Debat, V, David, P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends Ecol Evol* 2001; 16(10):555–561.

DeBlase AF, Martin RE. A manual of mammalogy with keys to families of the world. W. C. Brown Company Publishers, Iowa, 1981, 2nd. ed.

Delacour J. The waterfowl of the world. 1959. Vol. 3. London, Country Life Ltd.

Delacour J, Mayr E. The family anatidae. *Wilson Bull.* 1945; 57:3-55.

D'Elía G, Myers, P. On Paraguayan *Thrichomys* (Hystricognathi: Echimyidae): The distinctiveness of *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903. *Therya* 2014; 5:153–166.

de Freitas TRO, Fernandes FA, Fornel R, Roratto PA. An endemic new species of tuco-tuco, genus *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae), with a restricted geographic distribution in southern Brazil. *J Mammal* 2012; 93(5):1355–1367.

De Jong G, Behera N. The influence of life-history differences on the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology Research* 2002; 4:1–25.

de Oliveira AM, Santos CMD. Functional morphology and paleoecology of *Pilosa* (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus. *J Morphol* 2018; 279(10):1455-1467.

Dewitt TJ, Sih A, Wilson DS. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol Evol* 1998; 13(2):77-81.

Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MAR, Kram R, Lehman S. 2000. How animals move: an integrative view. *Science* 288:100–6.

Djawdan M. Locomotor Performance of bipedal and quadrupedal Heteromyid Rodents. *Funct Ecol* 1993; 7(2), 195–202.

dos Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *J Mammal* 2002a; 83:333–344.

dos Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *J Mammal* 2002b; 83:345–353.

dos Reis SF, Pessôa LM. (2004). *Thrichomys apereoides*. *Mammal Species* 2004; 741:1–5.

Drapeau MS, Ward CV, Kimbel WH, Johanson DC, Rak Y. Associated cranial and forelimb remains attributed to *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia. *J Human Evol* 2005; 48(6):359-642.

Dumont M, Wall CE, Botton-Divet L, Goswami A, Peigné S, Fabre A-C. Do functional demands associated with locomotor habitat, diet, and activity pattern drive skull shape evolution in musteloid carnivorans? *Biol J Linnean Soc* 2016; 117(4):858–878

Duret, L. Neutral theory: The null hypothesis of molecular evolution. *Nature Education* 2008; 1(1):218.

Drake AG, Klingenberg CP. 2008 The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St. Bernard dogs. *Proc Biol Sci* 2008; 275(1630):71-76.

Dudley SA, Schmitt J. 1996. Testing adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist* 1996; 147:445-465.

Dumont ER. Cranial shape in fruit, nectar, and exsudate feeders: implications for interpreting the fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 1997; 102:187-202.

Dzulhelmi MN, Abdullah MT. An ethogram construction for the Malayan Flying Lemur (*Galeopterus variegatus*) in Bako National Park, Sarawak, Malaysia. *J Trop Biol Conservation* 2009; 5:31–42.

Edut S, Eilam D. Rodents in open space adjust their behavioral response to the different risk levels during barn-owl attack. *BMC Ecol* 2003; (3):16.

Egi N, Nakatsukasa M, Kalmykov NP, Maschenko EN, Takai M. Distal humerus and ulna of *Parapresbytis* (Colobinae) from the Pliocene of Russia and Mongolia: phylogenetic and ecological implications based on elbow morphology. *Anthropol Sci* 2007; 115, 107e117.

Eisenberg JF, Redford KH. *Mammals of the Neotropics*. 3th Edition. University of Chicago Press. Chicago. 1989; 550pp.

Eisenberg JF, Redford KH. *Mammals of the neotropics the central neotropics*. Chicago, University of Chicago Press. 1999; 3:93-94.

Eisenberg, JF, Wilson DE. Relative brain size and feeding strategies in the Chiroptera. *Evolution* 1978; 32:740–751.

Eisenberg, JF, Wilson DE. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. *Am Nat* 1981; 118:1–15.

Ejzykowicz I. Estudo da variação ontogenética na escápula de *Thrichomys inermis* e *Thrichomys pachyurus*. Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Zoologia) - Universidade Federal do Rio de Janeiro - 2011.

Elissamburu A, de Santis L. Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *J Zool* 2011; 92(3):683–689.

Elissamburu A, Vizcano SF. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *J Zool* 2004; 262:145–159.

Ellermann JR. The families and genera of living rodents with a list of named forms. I. Rodents other than Muridae. British Museum (Natural History) Publications, 1940; 2:1– 690.

Emmons, LH. Tupai: A field study of Bornean treeshrews. 2002; Berkeley, California: University of California Press.

Emmons LH. A revision of the genera of arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with descriptions of two new genera. In: Lacey EA, Myers P, eds. Mammalian diversification: from chromosomes to phylogeography. Berkeley: University of California Press, 2005; 247–309.

Emmons LH, Fabre P. A Review of the Pattonomys/Toromys Clade (Rodentia: Echimyidae), with Descriptions of a New *Toromys* Species and a New Genus. *Am Mus Novit* 2018; 3894(3894):1–52.

Emmons LH, Feer F. Neotropical rainforest mammals: a Field Guide. Chicago: University of Chicago Press. 2<sup>a</sup> ed., 1997.

Emmons LH, Leite YLR, Patton JL. Family Echimyidae Gray, 1825. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. (Eds.), Mammals of South America, Volume 2 (rodents). Chicago: The University of Chicago Press. 2015; 878–880.

Emmons LH, Patton JL, Leite YLR Subfamily Dactylomyinae Tate, 1935. In Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. (Eds.), Mammals of South America, Volume 2 (Rodents). Chicago: The University of Chicago Press. 2015B; 880–888.

Emmons LH. Morphological, ecological, and behavioral adaptations for arboreal browsing in *Dactylomys dactylinus* (Rodentia, Echimyidae), *J Mammal* 1981; 62(1):183–189.

Essner RL. Morphology, locomotor behaviour and microhabitat use in North American squirrels. *Journal of Zoology* 2007; 272(1):101–109.

Espinelli FP. Partição de recursos alimentares entre capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) e ratões-do-banhado (*Myocastor coypus*) no sul do Brasil. Dissertação - Mestrado em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais. p.114.

Fabre A-C, Cornette R, Peigné S, Goswami A. Influence of body mass on the shape of forelimb in musteloid carnivorans, *Biol J Linn Soc* 2013b; 110(1):91–103.

Fabre A-C, Peckre L, Pouydebat E, Wall CE. Does the shape of forelimb long bones co-vary with grasping behaviour in strepsirrhine primates? *Biol J Linn Soc* 2019; 127(3):649–660.

Fabre P-H, Hautier L, Douzery E. A synopsis of rodent molecular phylogenetics, systematics and biogeography. In P. Cox & L Hautier (Eds.), *Evolution of the Rodents: Advances in phylogeny, functional morphology and development* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio) Cambridge: Cambridge University Press. 2015; 19-69.

Fabre P-H, Galewski T, Tilak M-k, Douzery EJP. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zool Scripta* 2013a; 42: 117–134.

Fabre P-H, Patton JL, Leite YLR. Family Echimyidae. In: WILSON DE, Lacher TE Jr., Mittermeier RA (Ed.): *Handbook of Mammals of the World: vol. 6: Lagomorphs and Rodents*. I. Lynx Editions, Barcelona, Spain, 2016; 552-634p.

Fabre P-H, Tilak M-K, Denys C, Gaubert P, Nicolas V, Douzery EJP, Marivaux L. Flightless scaly-tailed squirrels never learned how to fly: A reappraisal of Anomaluridae phylogeny. *Zool Scripta*, 2018; 47(4):404–417.

Fabre P-H, Upham NS, Emmons LH, Justy F, Leite YLR, Loss AC, Orlando L, Tilak M-K, Patterson BD, Douzery EJP. Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Mol Biol Evol* 2017; 34:613–633.

Fabre P-H, Vilstrup JT, Raghavan M, Der Sarkissian C, Willerslev E, Douzery EJP, Orlando L. Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters* 2014; 10(7):20140266–20140266.

Feldhamer G, Drickamer L, Vessey S, Merritt J. *Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology*. McGraw Hill. Boston. 1999; 576pp.

Fernandes FA, Fornel R, Cordeiro-Estrela P, de Freitas TRO. Intra - and interspecific skull variation in two sister species of the subterranean rodent genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae): Coupling geometric morphometrics and chromosomal polymorphism. *Zool J Linnean Soc* 2009; 155:220–237.

Fernandes FA, Fornel R, de Freitas TRO. *Ctenomys brasiliensis* Blainville (Rodentia: Ctenomyidae): clarifying the geographic placement of the type species of the genus *Ctenomys*. *Zootaxa*, Auckland, New Zealand. 3272 1:57–68.

Fernández ME, Vassallo AI, Zárate M. Functional morphology and palaeobiology of the pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Bio J Linnean Soc* 2000; 71:71–90.

Fischer MS, Schilling N, Schmidt M, Haarhaus D, Witte H. Basic limb kinematics of small therian mammals. *J Exp Biol* 2002; 205:1315–1338.

Fish FE. Biomechanics and energetics in aquatic and semiaquatic mammals: platypus to whale. *Physiol Biochem Zool* 2000; 73(6):683-698.

Fish FE. Secondary Evolution of Aquatic Propulsion in Higher Vertebrates: Validation and Prospect. *Integr Comp Biol* 2016; 56(6):1285–1297.

Fish FE. Transitions from Drag-based to Lift-based Propulsion in Mammalian Swimming. *Amer Zool* 1996; 36:628-641.

Flynn JJ. Wyss AR. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends Ecol Evol* 1998; 13:449-454.

Flynn JJ. Wyss AR. New marsupials from the Eocene–Oligocene transition of the Andean main range, Chile. *J Vertebr Paleontol* 1999; 19(3):533–549.

Fornel R, Cordeiro-Estrela P, de Freitas TRO. Skull shape and size variation within and between mendocinus and torquatus groups in the genus *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae) in chromosomal polymorphism context. *Genetics and Molecular Biology*, 2018; 41(1):263–272.

Frailey CD. Campbell KEJ. Paleogene Rodents from Amazonian Peru: The Santa Rosa Local Fauna. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science series* 2004; 40:71-130.

Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M. Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *Am Nat* 2002; 160:712-726.

Fusco G, Minelli A. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2010; 365(1540):547–556.

Fuzeto AP, Lomônaco C. Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em área de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. *Rev Bras Bot* 2000; 23:169-176.

Galewski T, Mauffrey JFF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP. Ecomorphological diversification among south American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Mol Phylogenetics Evol* 2005; 34:601–615.

Gambaryan PP. *How Mammals Run: Anatomical Adaptations*. Wiley, New York, 1974.

Garland TJr, Janis CM. Does metatarsal/femur ratio predict the maximal running speed in cursorial mammals? *J Zool London* 1993; 229:133–151.

Garland TJr, Dickerman AW, Janis CM, Jones A. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst Biol* 1993; 42:265-292.

Garland TJr, Losos JB. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, edited by P.C. Wainwright and S. Reilly, 1994; 240–302.

Gasc JP. Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochem. Physiol. A – Mol Integrative Physiol* 2001; 131:121–133.

Gatesy SM, Biewener AA. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J Zool (Lond.)* 1991; 224:127-147.

Gaudioso PJ, Martínez, J.J., Barquez, R.M. & Díaz MM. Evolution of scapula shape in several families of bats (Chiroptera. Mammalia). *J Zool Syst Evol Res* 2020; 58:1374–1394.

Gatesy SM, Biewener AA. Bipedal locomotion: Effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J Zool Lond* 1991; 224:127-147.

Geldenhuys WJ, Guseman TL, Pienaar IS, Dluzen DE, Young JW. A novel biomechanical analysis of gait changes in the MPTP mouse model of Parkinson's disease. *PeerJ* 2015; 11;3:e1175.

George W. The strange rodents of Africa and South America, In: George W. & Lavocat R. (Eds), *The Africa-South America Connection*. Clarendon Press, London. 1993; 119-141.

Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct Ecol* 2007; 21:394–407.

Gire DH, Kapoor V, Arrighi-Allisan A, Seminara A, Murthy VN. Mice develop efficient strategies for foraging and navigation using complex natural stimuli. *Curr Biol* 2016; 26(10):1261-73.

Gomulkiewicz R, Kirkpatrick M. Quantitative genetics and evolution of reaction norms. *Evolution* 1992; 46:396-411.

Gonzalez PN, Hallgrímsson B, Oyhenart EE. Developmental plasticity in covariance structure of the skull: effects of prenatal stress. *J Anat* 2011; 218:243–257.

González S, Álvarez-Valin F, Maldonado JE. Morphometric differentiation of endangered pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*), with description of new subspecies from Uruguay. *J Mammal* 2002; 83(4):1127-1140.

Goldstein B. Allometric Analysis of Relative Humerus Width and Olecranon Length in Some Unspecialized Burrowing Mammals. *J Mammal* 1972; 53(1):148–156.

Gould SJ, Johnston RF. Geographic variation. *Annu Rev Ecol Syst* 1972; 3:457-498.

Gould SJ, Lewontin RC. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc R Soc Lond* 1979; 205:581-598.

Gould SJ. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 1977, MA.



Grossnickle DM, Smith SM, Wilson GP. Untangling the multiple ecological radiations of early mammals. *Trends Ecol Evol* 2019; 11(10):1–14.

Guichón ML, Borgnia M, Righi CF, Cassini GH, Cassini MH. Social behavior and group formation in the coypu (*Myocastor coypus*) in the argentinean pampas. *J Mammal* 2003; 84(1):254–262.

Hallgrímsson B, Lieberman DE. Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. *Integr Comp Biol* 2008; 48(3):373–384

Hallgrímsson B, Hall BK. Variation—a central concept in biology. New York, NY: 2005; Academic Press (Elsevier).

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 2001; 4(1):1–9.

Hampton TG, Amende I. Treadmill Gait Analysis Characterizes Gait Alterations in Parkinson's Disease and Amyotrophic Lateral Sclerosis Mouse Models. *J Mot Behav* 2009; 42(1):1–4.

Hamrick MW. Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation. *J Human Evol* 2001; 40:339–351.

Hanken J, Thorogood P. Evolution and development of the vertebrate skull: The role of pattern formation. *Trends Ecol Evol* 1993; 8:9–15.

Hannibal W, Arguelho WC, Moreira JC, Aoki C. Use of understory for frugivory by *Thrichomys fosteri* (Rodentia, Echimyidae). *Oecol Aust* 2019; 23(4):1100-1103.

Hansford J, Nuñez-Miño JM, Young RP, Brace S, Brocca JL., Turvey, ST. Taxonomy-testing and the “Goldilocks Hypothesis”: morphometric analysis of species diversity in living and extinct Hispaniolan hutias. *Syst Biodivers* 2012; 10(4):491–507.

Hedrick BP, Dickson BV, Dumont ER, Pierce SE. The evolutionary diversity of locomotor innovation in rodents is not linked to proximal limb morphology. *Sci Rep* 2020; 10(1):717.

Heglund NC, Taylor CR. 1988. Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *J Exp Biol* 138:301–318.

Heglund NC, Taylor CR, McMahon TA. 1974. Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science* 186:1112–1113.

Heinrich RE, Rose KD. Postcranial morphology and locomotor behaviour of two early Eocene miacoid carnivorans, *Vulpavus* and *Didymictis*. *Palaeontology* 1997; 40(2):279–305.

Henderson K, Pantinople J, McCabe K, Richards HL, Milne N. Forelimb bone curvature in terrestrial and arboreal mammals. *PeerJ*. 2017;5:e3229.

Hamrick MW. Primate origins: evolutionary change in digital ray patterning and segmentation. *J Hum Evol* 2001; 40:339–351.

Hildebrand M. Digging of quadrupeds. In: Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB, editors. *Functional vertebrate morphology*. Cambridge, MA: Belknap. 1985, p89–109.

Hildebrand M, Goslow G. *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu Editora São Paulo, 2006.

Hildebrand M. Insertions and Functions of Certain Flexor Muscles in the Hind Leg of Rodents. *J Morph* 1978; 155:111-122.

Hillemann HH, Gaynor AI. The definitive architecture of the placentae of nutria, *Myocastor coypus* (Molina). *Am J Anat* 1961;109:299-317.

Hollander J, Collyer ML, Adams DC, Johannesson K. Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life-history. *J Evolution Biol.* 2006; 19:1861–1872.

Holliday TW, Friedl L. Hominoid humeral morphology: 3D morphometric analysis. *Am J Phys Anthropol* 2013; 152(4):506-15.

Honeycutt R. Rodents (Rodentia). In: Hedges S.B., Kumar S. eds. *The tree of life*. Oxford: Oxford Univ. Press. 2009; 490-494.

Honeycutt R, Frabotta LJ, Rowe DL. Rodent Evolution, Phylogenetics, and Biogeography, In: Wolff, J.O. Sherman P.W. 2007. *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. Chicago and London: Univ. of Chicago Press. 2007; 8-23.

Hopkins SSB, Davis EB. Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *J Mammal* 2009; 90:1449–1460.

Horner AM; Russ DW & Biknevicius AR. Effects of early-stage aging on locomotor dynamics and hindlimb muscle force production in the rat. *J Exp Biol* 2011; 214:3588-3595.

Horovitz I, Sanchez-Villagra MR, Martin T, Aguilera OA. The fossil record of *Phoberomys pattersoni* Mones 1980 (Mammalia, Rodentia) from Urumaco (Late Miocene, Venezuela), with an analysis of its phylogenetic relationships. *J Syst Palaeontol* 2006; 4(3):293-306.

Houssaye A, PrévotEAU J. What about limb long bone nutrient canal(s)? – a 3D investigation in mammals. *J anat* 2020; 236(3):510-521.

Howell AB. *Speed in Animals*. University of Chicago Press, 1944. Chicago.

Howell AB. *Aquatic Mammals*. Charles C. Thomas, Springfield, 1930, Ill.

Hubler M, Niswander LA, Peters J, Sears KE. The developmental reduction of the marsupial coracoid: a case study in *Monodelphis domestica*. *J Morphol* 2010; 271(7):769-76.

Huchon D, Catzeflis FM, Douzery EJ. Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proc Biol Sci.* 2000; 267(1441):393-402.

Huchon D, Douzery EJP. From the Old World to the New World: A Molecular Chronicle of the Phylogeny and Biogeography of Hystricognath Rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2001; 20(2):238–251.

Huchon D, Madsen O, Sibbald MJJB, Ament K, Stanhope MJ, Catzeflis F, de Jong WW, Douzery EJP. (2002). Rodent Phylogeny and a Timescale for the Evolution of Glires: Evidence from an Extensive Taxon Sampling Using Three Nuclear Genes. *Mol Biol Evol* 2002; 19(7):1053–1065.

Huck M, Cecilia P, Juárez CP, Rotundo MA, Fernandez-Duque E. Primera evidencia craneal y registros documentados de *Cuniculus paca* (Rodentia, Cuniculidae) para el chaco humedo de Argentina. *Mastozool Neotrop* 2013; 20(1):153-157.

Hulme-Beaman A, Claude J, Chaval Y, Evin A, Morand S, Vigne JD, Dobney K, Cucchi T. Dental Shape Variation and Phylogenetic Signal in the Rattini Tribe Species of Mainland Southeast Asia. *J Mammal Evol* 2019; 26:435-446.

Hunt KD. Positional behavior in the Hominoidea. *Int J Primatol* 1991; 12:95–118.

laeger CT, Maestri R, Fornel R. Diversification of the cranium and mandible of spiny rats of the genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae) in an environmental and phylogenetic context. *J Mammal* 2021; 102(2):603–614.

Ijspeert A. A locomotion, Vertebrate. In *The handbook of brain theory and neural networks.* 2002; 649-654.

Iriarte-Díaz J. Differential scaling of locomotor performance in small and large terrestrial mammals. *J Exp Biol* 2002; 205(18):2897-2908.

Irschick DJ, Garland TJr. Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of locomotor capacity as a model system. *Annu Rev Ecol Syst* 2001; 32:367–96.

Iwaniuk AN, Pellis SM, Whishaw Q. The relationships between forelimb morphology and behaviour in North American carnivores (Carnívora). *Can J Zool* 1999; 77: 1064-1074.

Jablonski NG, Leakey MG, Kiarie C, Antón M. A new skeleton of *Theropithecus brumpti* (Primates: Cercopithecidae) from Lomekwi, West Turkana. *J Hum Evol* 2002; 43, 887e923.

Jade S, Tamvada KH, Strait DS, Grosse IR. Finite element analysis of a femur to deconstruct the paradox of bone curvature. *J Theoretical Biol* 2014; 341:53-63.

Janis CM, Martín-Serra A. Postcranial elements of small mammals as indicators of locomotion and habitat. *PeerJ* 2020; 2;8:e9634.

Janis CM, Napoli JG, Billingham C. Martín-Serra A. Proximal Humerus Morphology Indicates Divergent Patterns of Locomotion in Extinct Giant Kangaroos. *J Mammal Evol* 2020; 27:627–647.

Janis CM. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu Rev Ecol Syst* 1993; 24:467-500.

Janis CM, Wilhelm PD. Were there mammalian pursuit predators in the Tertiary? Dances with wolf avatars. *J Mamm Evol* 1993; 1:103-125.

Jardine PE, Janis CM, Sahney S, Benton MJ. Grit not grass: concordant patterns of early origin of hypsodonty in Great Plains ungulates and Glires. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2012; 365-366.

Jenkins FA Jr, Parrington FR. The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon*, and *Erythrotherium*. *Philos Trans R Soc B* 1976; 273:387–431.

Jenkins FA Jr. Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. In: Jenkins FA Jr, editor. *Primate Locomotion*. New York: Academic Press. 1974; 85–116.

Jenkins FA, Weijs WA. The functional anatomy of the shoulder in the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *J Zool, Lond* 1979; 188, 379-410.

Ji Q, Luo ZX, Yuan CX, Wible JR, Zhang JP, Georgi JA. 2002. The earliest known eutherian mammal. *Nature* 416:816–822.

Jolliffe, I. T. *Principal component analysis*. Second edition 2002; (2nd ed., p. xxix+487). New York: Springer-Verlag.

Juškaitis R. *The Common Dormouse Muscardinus avellanarius: Ecology, Population Structure and Dynamics*. 2008. Vilnius: Institute of Ecology of Vilnius University Publishers.

Karantanis N-E. *Adaptive Patterns and Processes in Mammalian Arboreality*. Ph.D. Dissertation. Department of Zoology, School of Biology Aristotle University of Thessaloniki. 2017; 212p.

Kardong KV. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. New York: McGraw Hill, 2012.

Karr JR, James FC. Eco-morphological configurations and convergent evolution of species and communities; in *Ecology and Evolution of Communities* (eds) M L Cody and J M Diamond (Cambridge, MA: Harvard University Press) 1975; 258-291

Kay RF, Macfadden BJ, Madden RH, Sanderman H, Anaya AF. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal "Age." *J Vertebr Paleontol* 1998; 18(1):189–199.

Kay RF, Madden RH, Vucetich MG, Carlini AA, Mazzoni MM, Re GH, Heizler M, Sandeman H. Revised age of the Casamayoran South American Land Mammal "Age"—Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Washington* 1999; 96(23):13235–13240.

Kemp TS. *The Origin and Evolution of Mammals*. 1st edn. 2005. Oxford: Oxford University Press.

Kerber L. Imigrantes em um continente perdido: O registro fóssilífero de roedores Caviomorpha (Mammalia: Rodentia: Ctenohystrica) do Cenozoico do Brasil. *Terrae didactica* 2017; (13):185-211.

Kerbis Peterhans JC, Patterson BD. The Ethiopian water mouse *Nilopegamys* Osgood, with comments on the evolution of semi-aquatic adaptations in African Muridae. *Zool J Linnean Soc* 1995; 113:329–349.

Kern AD, Hahn MW. The Neutral Theory in Light of Natural Selection. *Mol Biol Evol*. 2018; 35(6):1366-1371.

Kilbourne BM, Hoffman LC. Scale effects between body size and limb design in quadrupedal mammals. *PLoS One* 2013; 8(11):1-18.

Kirk EC, Lemelin P, Hamrick MW, Boyer DM, Bloch JI. Intrinsic hand proportions of euarchontans and other mammals: Implications for the locomotor behavior of plesiadapiforms. *J Human Evol* 2008; 55(2):278–299.

Klingenberg CP. Morpho J: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 2011; 11:353–357.

Klingenberg CP, Gidaszewski NA. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst Biol* 2010; 59:245–261.

Klingenberg, CP. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric Morphometrics: Concepts, methods, and applications. *Symmetry* 2015; 7:843–934.

König HE, Liebich H-G. *Anatomia dos animais domésticos: texto e atlas colorido [recurso eletrônico] / Horst Erich König, Hans-Georg Liebich; tradução: Régis Pizzato; revisão técnica: Luciana Silveira Flôres Schoenau, Marleyne José Afonso Accioly Lins Amorim. – 6. ed. Porto Alegre: Artmed 2016; 824p.*

Krattli H. *Struktur und funktion des extremitäteninteguments bei einheimischen mäuseartigen (Muridae, Rodentia)*. 2001; PhD Dissertation, University of Zurich.

Kryštufek B. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species* 2010; 42:195–206.

Lacher TE, Alho CJR. Microhabitat Use among Small Mammals in the Brazilian Pantanal. *J Mammal* 1989; 70(2), 396–401.

Lacher, TE, Murphy WJ, Rogan J, Smith AT, Upham NS. Evolution, phylogeny, ecology, and conservation of the Clade Glires: Lagomorpha and Rodentia. In D. E. Wilson, J. T. E. Lacher, & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of mammals of the world, Volume 6: lagomorphs and rodents*. Barcelona: Lynx Edicions. 2016; pp. 15–26.

Lagaria A, Youlatos D. Anatomical Correlates to Scratch Digging in the Forelimb of European Ground Squirrels (*Spermophilus citellus*). *J Mammal* 2006; 87(3):563–570.

Lammers AR, Zurcher U. Stability during arboreal locomotion. In *Theoretical Biomechanics*. Klika, V. (Ed). 2011. Available from: <http://www.intechopen.com/books/theoretical-biomechanics/stability-during-arboreal-locomotion>.

Lara MC, Patton JL. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zool J Linnean Soc* 2000; 130(4):661–686.

Lara MC, Patton JL, Da Silva MNF. The simultaneous diversification of south american Echimyid rodents (Hystricognathi) based on complete cytochrome *b* sequences. *Mol Phylogenetics Evol* 1996; 5:403–413.

Lara MC, Patton JL, Hingst-Zaher E. *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol* 2002; 67:233–242.

Lavocat R. Interrelationships between African and South American rodents and their bearing on problem of origin of South American monkeys. *J Hum Evol* 1974; 3(4):323-326.

Lauder GV, Crompton AW, Gans C, Hanken J, Liem KF, Maier WO, Meyer A, Presley R, Rieppel R, Roth G, Schluter D, Zweers GA. Group Report - How are feeding systems integrated and how have evolutionary innovations been introduced. In: *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates*. (Eds: Wake, D. B. & Roth, G.) John Wiley & Sons, 1989; pp. 97-113.

Ledesma KJ, Werner FA, Spotorno AE, Albuja LH. A new species of Mountain Viscacha (Chinchillidae: Lagidium Meyen) from the Ecuadorean Andes. *Zootaxa* 2009; 2126(1):41–57.

Leite YLR, Patton JL. Evolution of South american spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. *Mol Phylogenetics Evol* 2002; 25(3):455-464.

Leite YLR. Evolution and systematics of the Atlantic tree rats, genus *Phyllomys* (Rodentia, Echimyidae), with description of two new species. University of California Publications 2003; 132: 1–118.

Lehmann WH. The forelimb architecture of some fossorial rodents. J Morphol 1963; 113:59–75.

Lemelin P. Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primate origins. J Zoology 1999; 247:165–175.

Lemelin P, Schmitt D. Origins of grasping and locomotor adaptations in Primates: Comparative and experimental approaches using an opossum model. In *Primate Origins: Adaptations and Evolution*: 329–380. Ravosa, M.J. & Dagosto, M. (Eds). 2007; Boston, MA: Springer US.

Lessa EP, Patton JL. Structural constraints, recurrent shapes, and allometry in pocket gophers (genus *Thomomys*). Biol J Linnean Soc 1989; 36(4):349–363.

Lessa EP, Vassallo AI, Verzi DH, Mora MS. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. Biol J Linnean Soc 2008; 95(2):267–283.

Lessa LG, Costa FN. Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian Cerrado reserve. Mastozool Neotrop 2009; 16:459–463.

Levis NA, Pfennig DW. Evaluating ‘Plasticity-First’ Evolution in Nature: Key Criteria and Empirical Approaches. Trends Ecol Evol 2016; 31:563–574.

Lewontin RC. Analysis of variance and analysis of causes. Am J Hum Genet 1974; 26(3):400–411.

Lieber RL, Fridén J. Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. Muscle & Nerve 2000; (11):1647-1666.

Lilje KE, Fischer MS. A kinematic study of a medium-sized mammal – the domestic goat. In: Blickhan, R., (ed.), Motion Systems 2001, Collected short papers of the Innovationskolleg ‘Bewegungssysteme’, Aachen: Shaker Verlag, 2001; 132–136.

Lilje KE, Tardieu C, Fischer MS. Scaling of long bones in ruminants with respect to the scapula. J Zool Syst Evol Res 2003; 41:118–126.

Lima JFS. Diversidade Cariológica de roedores de pequeno porte do estado do Tocantins, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, São Paulo, 2000.

Lires AI, Soto IM, Gómez RO. Walk before you jump: new insights on early frog locomotion from the oldest known salientian. Paleobiology 2016; 42:612–623.

López-Aguirre C, Hand SJ, Koyabu D, Tu VT, Wilson LAB. Phylogeny and foraging behaviour shape modular morphological variation in bat humeri. *J Anat* 2021; 238(6):1312-1329.

Losos, BJ, Miles DB. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic: issues and methods. *In: Wainwright, P.C. & Reilly, S.M. (eds.), Ecological morphology: integrative organismal biology.* The University of Chicago Press, Chicago, 1994; pp.60-98.

Loss AC. Filogenia e Evolução de Roedores Echimyidae na Mata Atlântica. Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória. 2014. 139 f.

Loss AC, Pacheco MAC, Leite YLR, Caldara-Junior V, Lessa LG. Range extension and first record of *Euryzygomatomys spinosus* (Rodentia, Echimyidae) in the Brazilian Cerrado. *Check List* 2015; 11:1742.

Lovegrove BG. A single origin of heterothermy in mammals. *In: Living in a Seasonal World: Thermoregulatory and Metabolic Adaptations,* (T. Ruf, C. Bieber, W. Arnold & E. Millesi, eds), Springer Verlag, Berlin 2012; 3–11.

Lovegrove BG, Mowoe MO. The evolution of mammal body sizes: responses to Cenozoic climate change in North American mammals. *J Evol Biol* 2013; 26(6):1317–1329.

Lovegrove BG, Mowoe MO. The evolution of micro-cursoriality in mammals. *J Exp Biol* 2014; 217(15):1316-1325.

Lowe VPW, Gardiner AS. A re-examination of the subspecies of Red deer (*Cervus elaphus*) with particular reference to the stocks in Britain. *J Zool* 1974; 174: 185-201.

Luchesi LC. Maturação sexual, ciclos reprodutivos e da temperatura no rabo-de-facho (*Trinomys yonenagae*, Echimyidae) / Lilian Cristina Luchesi; orientadora Elisabeth Spinelli de Oliveira - São Paulo, 2010. 106 f.

Luckett WP, Hartenberger J-L. Evolutionary relationships among rodents: a Multidisciplinary Analysis. Luckett WP, Hartenberger JL, editor. New York: Plenum press; 1985, p720.

Luo, Z-X., Ji, Q., Wible, J.R. & Yuan, C.-X. An early Cretaceous tribosphenic mammal and Metatherian evolution. *Science* 2003; 302:1934–1940.

Luo Z-X, Yuan CX, Meng QJ, Ji Q. 2011. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. *Nature* 476: 442–445.

Machado GV, Cal JA, Birck AJ. Topografia do cone medular no ratão-do-banhado (*Myocastor coypus* Molina, 1782 – Rodentia: Mammalia). *Biotemas*, 2009; 22(2):117-120.

Mackenzie A, Guldemond JA. Sympatric speciation in aphids. II. Host race formation in the face of gene flow. *In Individuals, populations and patterns in Ecology*



(S. R. Leather, A. D. Wait, N. I. Mills & K. F. A. Walters, eds.). Intercept Ltda, Andover 1994; 379-196.

MacLeod N, Forey P. Shape, morphology and phylogeny. 2002. Taylor and Francis, London.

Maestri R, Monteiro LR, Fornel R, de Freitas TRO, Patterson BD. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape. *Ecography* 2018; 41(1), 90–100.

Manaf P, de Brito-Gitirana L, Spinelli Oliveira E. Evidence of chemical communication in the spiny rat *Trinomys yonenagae* (Echimyidae): anal scent gland and social interactions. *Can J Zool* 2003; 81(7): 1138-1143.

Manaf P, Spinelli Oliveira E. Behavioral repertoire of the spiny rat *Proechimys (Trinomys) yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in captivity. *Rev Etol* 2000; 2:3-15.

Mancuso R, Oliván S, Osta R, Navarro X. Evolution of gait abnormalities in SOD1<sup>G93A</sup> transgenic mice. *Brain Research* 2011; 1406:65–73.

Marcomini M, Spinelli OE. Activity pattern of echimyid rodent species from the Brazilian Caatinga in captivity. *Biol Rhythms Res* 2003; 34:157-166.

Marcus LF, Hingst-Zaher E, Zaher, H. 1998. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Abstracts, Euro-American Mammal Congress, Universidad de Santiago de Compostela, 1998; 19-24.*

Mares, MA, Ernest KA, Gettinger DD. Small mammals community structure and composition in the Cerrado province of Central Brazil. *J Trop Ecol* 1986; 2:301–325.

Mares, M.A. and Ojeda, A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. Mares, M.A. and Genoways, H.H. *Mammals Biol in South Ame.* Pennsylvania, Pymatuning Laboratory of Ecology. p. 185-192.

Mares MA, Willig MR, Streilen KE, Lacher Jr., TE. The mammals of northeastern Brazil: a preliminary assessment. *Ann Carnegie Mus* 1981; 50:81- 137.

Marinho-Filho JS, Rodrigues FHG, Juarez KM. The Cerrado mammals: Diversity, ecology, and natural history. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* New York Chichester. West Sussex: Columbia University Press.2002; 266–284.

Marroig G, Cheverud JM. Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution* 2005; 59:1128-1142.

Martín-Serra A, Figueirido B, Palmqvist P. A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. *PLoS One.* 2014; 15;9(1):e85574.

Mass AM, Supin AY. Eye Optics in Semiaquatic Mammals for Aerial and Aquatic Vision. *Brain, Behav Evol* 2019; 1–8.

Maynard-Smith J, Burian R, Kauffman S, Alberch P, Campbell J, Goodwin B, Lande R, Raup D, Wolpert, L. Developmental constraints and evolution. *Q Rev Biol* 1985; 60:265-287.

McClearn D. Locomotion, posture, and feeding behavior of kinkajous, coatis, and raccoons. *J Mammal* 1992; 73:245–261.

Mcdonald D. *Encyclopedia of Mammals*. Facts on File Publications. New York. 1984; 895pp.

McEvoy JS. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bull Am Mus Nat Hist* 1982; 173:337–421.

McGowan CP, Collins CE. Why do mammals hop? Understanding the ecology, biomechanics and evolution of bipedal hopping. *J Exp Biol* 2018; 221, jeb161661.

McIntosh AF, Cox PG. The impact of digging on the evolution of the rodent mandible. *J Morphol* 2019; 280(2):176-183.

Mckenna, MC, Bell SK. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York.: i-xii, 1997; 1-631.

McLean BS, Helgen KM, Goodwin HT, Cook JA. Trait-specific processes of convergence and conservatism shape ecomorphological evolution in grounddwelling squirrels. *Evolution* 2018; 72:473–489.

Meloro C, Cáceres NC, Carotenuto F, Sponchiado J, Melo GL, Passaro F, Raia P. Chewing on the trees: constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible. *Evolution* 2015; 69:1690–1700.

Meloro C, Raia P. Cats and dogs down the tree: the tempo and mode of evolution in the lower carnassial of fossil and living Carnivora. *Evol Biol* 2010; 37:177–186.

Middleton KM, Kelly SA, Garland TJ. 2008. Selective breeding as a tool to probe skeletal response to high voluntary locomotor activity in mice. *Integr Comp Biol* 2008; 48(3):394–410.

Mikula O, Šumbera R, Aghová T, Mbau JS, Katakwebac AS, Sabuni CA, Bryja J. Evolutionary history and species diversity of African pouched mice (Rodentia: Nesomyidae: Saccostomus). *Zoologica Scripta* 2016; 45(6):595–617.

Millien, V. 2008: The largest among the smallest: the body mass of the giant rodent *Josephoartigasia monesi*. *Proc R Soc B: Biol Sci* 275, 1953–1955.

Millien V, Bovy H. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *J Mammal* 2010; 91:11–18.

Milne, N., Vizcaíno, SF, Fernicola JC. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *J Zool* 2009; 278(1):48–56.

Mitteroecker P, Gunz P. 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biol* 2009; 36(2):235-247.

Molen SVD, Abadias NM, Gonzales-Jose R. Introdução a La Morfometría Geométrica: Curso Teórico-Práctico. Disponível em <http://www.efn.uncor.edu/departamentos/divbioeco/otras/bioflor/morfometr%EDa/introMG.pdf>. Acessado em: 20/12/2016.

Moncunill-Solé B, Jordana X, Marín-Moratalla N, Moyà-Solà S, Köhler M. How large are the extinct giant insular rodents? New body mass estimations from teeth and bones. *Integr Zool* 2014; 9:197–212.

Monteiro LR, Abe AS. Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure. *J Morphol* 1999; 241:251–263.

Monteiro LR, Di Benedetto APM, Guilherme LH, Rivera LA. Allometric changes and shape differentiation of sagitta otolithis in sciaenid fishes. *Fish res* 2005; 74:288-299.

Monteiro LR, Duarte LC, dos Reis SF. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J Zool* 2003; 261:47–57.

Monteiro LR, Lessa LG, Abe AS. Ontogenetic variation in skull shape of *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J Mammal* 1999; 80:102–111.

Monteiro LR, dos Reis SF. *Princípios de Morfometria Geométrica*. Ribeirão Preto, Holos Editora Ltda, 1999; X+188p.

Monteiro LR. Geometric morphometrics and the development of complex structures: ontogenetic changes in scapular shape of dasypodid armadillos. *Hystrix*, 2000; 11(1):91-98.

Montgelard C, Bentz S, Tirard C, Verneau O, Catzeflis FM. Molecular systematics of Sciurognathi (Rodentia): The mitochondrial Cytochrome b and 12S rRNA genes support the Anomaluroidea (Pedetidae and Anomaluridae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2002; 22:220-233.

Moojen J. Speciation in Brazilian Spiny-Rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). University of Kansas Publications, Museum of Natural History 1948; 1: 301–406.

Moojen J. Os roedores do Brasil. Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro. 1952; p. 214.

Moore KL. Anatomia orientada para a clínica / Keith L. Moore, Arthur F. Dalley, Anne M.R. Agur; tradução Claudia Lucia Caetano de Araujo. - 7. ed. – Rio de Janeiro: Koogan, 2014.

Moore WJ. The mammalian skull. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1981; 343pp.

Moretti A, Piergili Fioretti D, Grelloni V, Marini C, Leonardi L, Velatta F. Susceptibility of nutria (*Myocastor coypus*) to *Trichinella* infection: biological aspects. Parasite 2001; 8(2):S206-8.

Morgan CC. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. Mamm Biol 2009; 74:497–506.

Morgan CC, Álvarez A. The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. J Zool 2013; 290:107–116.

Morgan CC, Verzi DH. Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. J Anat 2011; 219(2):167-75.

Morgan CC, Verzi DH. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). J Mammal 2006; 87: 1252–1260.

Motani R, Schmitz L. Phylogenetic versus functional signals in the evolution of form-function relationships in terrestrial vision. Evolution 2011; 65(8):2245–2257.

Myers MJ, Steudel K. Morphological conservation of limb natural pendular period in the domestic dog (*Canis familiaris*): implications for locomotor energetics. J Morphol 1997; 234(2):183-196.

Napier JR. Evolutionary aspects of primate locomotion. American J Physical Anthropol 1967; 27:333–341.

Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans da MA, Moreira JC, Salazar-Bravo J, D'Andrea OS, Bonvicino CR. The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. PLoS One 2013; 8(4), 13p.

Nations JA, Heaney LR, Demos TC, Achmadi AS, Rowe KC, Esselstyn JA. A simple skeletal measurement effectively predicts climbing behavior in a diverse clade of small mammals. Biol J Linn Soc 2019; 128:323–336.

Nations JA, Olson LE. Climbing behavior of northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) and scansoriality in *Myodes* (Rodentia, Cricetidae). J Mammal 2015; 96:1-7.

Netto TFS, Tavares WC. Historical, allometric and ecological effects on the shape of the lumbar vertebrae of spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc* 2021; 132: 789-810.

Neves AC, Pessôa LM. Morphological distinction of species of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae) through ontogeny of cranial and dental characters. *Zootaxa*, 2011; 24:15–24.

Neves RMB. Heterogeneidade morfológica escapular e umeral em mamíferos terrestres (Rodentia: Sigmodontinae): relações com as estratégias de uso dos habitats. Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado 2003: 167p.

Nevo E. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 1979; 10:269–308.

Nevo E. Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriol (Warsz) Suppl* 1995; 3:9–31

Nicola PA, Monteiro LR, Pessôa LM, Von Zuben FJ, Rohlf FJ, dos Reis SF. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc* 2003; 80:385–396.

Nowak RM. Walker's Mammals of the World (Volume 1). 6th Edition, Johns Hopkins University Press, 1999; Baltimore and London.

Nyakatura JA, Klinge A, Fischer MS, Schmidt M. Locomotion on sloped arboreal substrates: A comparison of gait parameters in cotton-top tamarins and an arboreal australodelphid marsupial. *J Morphol* 2007; 268, 1112.

Ojeda RA, Novillo A, Ojeda AA. Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. *Biology of caviomorph rodents*. 2015; 1:121–138.

Olivares AI, Verzi DH, Vucetich MG, Montalvo CI (2012) Phylogenetic affinities of the Late Miocene echimid †*Pampamys* and the age of *Thrichomys* (Rodentia, Hystricognathi). *J Mammal* 93(1):76–86.

Olivares AI, Álvarez A, Verzi DH, Perez SI, De Santi NA. Unravelling the distinctive craniomandibular morphology of the Plio-Pleistocene *Eumysops* in the evolutionary setting of South American octodontoid rodents (Hystricomorpha). *Palaeontology* 2020; 63:443–458.

Olivares AI, Verzi DH. Systematics, phylogeny and evolutionary pattern of the hystricognath rodent *Eumysops* (Echimyidae) from the Plio–Pleistocene of southern South America. *Histor Biol* 2014; 27(8):1042–1061.

Olson E, Miller R. *Morphological Integration*. Chicago: University of Chicago Press. 1958.

Olson LE, Sargis EJ, Martin RD. Phylogenetic relationships among treeshrews (Scandentia): A review and critique of the morphological evidence. *J Mammal Evol* 2004; 11:49–71.

Oostra V, Saastamoinen M, Zwaan BJ, Wheat CW. Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature Communications*, 2008; 9(1).

O'Neill MC, Dobson SD. The degree and pattern of phylogenetic signal in primate long-bone structure. *J Hum Evol* 2008; 54(3):309-322.

Orr HA. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat Rev Genet* 2009; 10(8):531-9.

Oxnard CE. The architecture of the shoulder in some mammals. *J Morphol* 1968; 126:249-290.

Özkan B. Invasive coypus, *Myocastor coypus* (Molina, 1782), in the European part of Turkey: *Israel J Zool* 1999; 45(2):289-291.

Panyutina A, Korzun L, Kuznetsov A. *Flight of Mammals: From Terrestrial Limbs to Wings*. 2015. New York: Springer.

Panzacchi M, Cocchi R, Genovesi P, Bertolino S. Population control of coypu *Myocastor coypus* in Italy compared to eradication in UK: a cost-benefit analysis. *Wildlife Biology* 2007; 13(2):159–171.

Papavero N. *Fundamentos praticos de taxonomia zoologica: coleções, bibliografia, nomenclatura*. 2. ed. rev. e ampl. [S. l.]: Ed. UNESP, 1994.

Pardiñas UFJ, Teta P, Salazar-Bravo J, Myers P, Galliari CA. A new species of arboreal rat, genus *Oecomys* (Rodentia, Cricetidae) from Chaco. *J Mammal* 2016; 97(4):1177–1196.

Parsons FG. On the myology of the sciuromorphic and hystricomorphic rodents. *Proc Zool Soc Lond*. 1894; 251–296.

Pasi BM, Carrier DR. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting. *J Evol Biol* 2003; 16:324– 332.

Passamani, M. Use of space and activity pattern of *Sphiggurus villosus* (F. Cuvier, 1823) from Brazil (Rodentia: Erethizontidae). *Mamm Biol* 2010; 75:445-458.

Patterson BD, Upham NS. A newly recognized family from the Horn of Africa, the Heterocephalidae (Rodentia: Ctenohystrica). *Zool J Linnean Soc* 2014; 172(4):942–963.

Patterson BD, Velazco PM. Phylogeny of the Rodent Genus *Isothrix* (Hystricognathi, Echimyidae) and its Diversification in Amazonia and the Eastern Andes. *J Mammal Evol* 2008; 15(3):181–201.

Patterson BD, Wood AE. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bull Mus Comp Zool* 1982; 149:371-543.

Patton JL, da Silva MNF, Malcolm JR. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull Am Mus Nat Hist Bull* 2000; 244:1–306.

Patton JL, Leite RN. Genus *Proechimys* In: Patton JL, Pardiñas UFJ and D'Elía G (eds) *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. University of Chicago Press, Chicago 2015; pp 950-988.

Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. *Mammals of South America, Volume 2*. Chicago: 2015, University of Chicago Press.

Percequillo AR, Gregorin R. Mammalia. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Available at: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/64>. Accessed on: 27 Jul. 2021.

Pérez MJ, Cassini GH, Díaz MM. The forelimbs of Octodontidae (Rodentia: Mammalia): substrate use, morphology, and phylogenetic signal. *Zoology (Jena)*. 2021; 144:125879.

Perez SI, Diniz-Filho JAF, Rohlf JA, dos Reis SF. Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats, *Biological Journal of the Linnean Society* 2009; 98(3):646–660.

Pessôa LM, Corrêa MMO, Oliveira, JA, Lopes, MOG. Karyological and morphometric variation in the genus *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae). *Mammal Biol – Zeitschrift für Säugetierkd* 2004; 69:258–269.

Pessôa LM, Tavares WC, Neves ACSA, da Silva ALG. Genus *Thrichomys*. In J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas, & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Rodents*. Chicago and London: The University of Chicago Press. 2015; 2:989-999.

Pessôa LM, dos Reis SF. The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 1991; 56:219–224.

Pictet FJ. Seconde notice sur les animaux nouveaux ou peu connus de Musée de Genève. *Mem Soc Phys Hist Nat Geneve* 1841; 10:201–213.

Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J Exp Biol* 2006; 209:2362–2367.

Pirlot P. Aletas impares y miembros pares. *Morfología Evolutiva de los Cordados*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 1976; p263-325.

Pineda-Munoz, S., & Alroy, J. (2014). Dietary characterization of terrestrial mammals. *Proc R Soc B: Biol Sciences*, 281, 1173–1173.

Polly PD. Limbs in mammalian evolution. In: Hall BK, ed. *Fins into limbs: evolution, development, and transformation*. Chicago: University of Chicago Press, 2007; 245–268.

Pough FH, Janis CM, Heiser JB. *A vida dos vertebrados*. Atheneu, São Paulo, 4ª Edição 2008; 684 p.

Preuschoft H, Hohn B, Scherf H, Schmidt M, Krause C, Witzel U. Functional Analysis of the Primate Shoulder. *Int J Primatol* 2010; 31(2):301-320.

Price MV. A functional-morphometric analysis of forelimbs in bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Biol J Linnean Soc* 1993; 50:339-360.

Price TD, Qvamstron A, Irwin DE. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc R Soc Lond* 2003; 270:1433–1440.

Prudente AL. Coleções Brasileiras de Vertebrados: estado-da-arte e perspectivas para os próximos dez anos. Documento de trabalho. Projeto diretrizes e estratégias para a modernização de coleções biológicas brasileiras e a consolidação de sistemas integrados de informações sobre biodiversidade. 2005.

Rabey KN, Green DJ, Taylor AB, Begun DR, Richmond BG, McFarlin SC. Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *J Hum Evol* 2015; 78:91–102.

Rahmat SJ, Crowell MG, Koretsky IA. Correlation of Bone Density in Aquatic and Semiaquatic Animals to Ecological and Dietary Specializations. *Open Acc Res Anatomy*. 2(3). OARA.000537.2020.

Raia P, Carotenuto F, Meloro C, Piras P, Pushkina D. The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 2010; 64:1489–1503.

Raichlen DA. Convergence of forelimb and hindlimb Natural Pendular Period in baboons (*Papio cynocephalus*) and its implication for the evolution of primate quadrupedalism. *J Hum Evol* 2004; 46(6):719-738.

Raich J, Casinos A. Limb proportions in terrestrial mammals. *Belgian J Zool* 1991; 121:295–314.

Raidan C, Assis APA, da Silva FA, Lessa G, Paresque R. Geographical variation and sexual dimorphism in cranial size and shape of *Kannabateomys amblyonyx* (Rodentia: Echimyidae). *Bol Soc Bras Mastozool* 2019; 85:31-39.

Ramírez-Chaves HE, Calderón-Capote MC, Suárez-Castro AF. The genus *Dasyprocta* Illiger, 1811 (MAMMALIA: RODENTIA) in Colombia. *Mastozool Neotrop* 2018; 25(1):139-149.



Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. O processo de evolução. Biologia vegetal. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara koogan 2001; 12:228-251.

Rambaut A. FigTree v1.4.4 [computer program] A Graphical Viewer of Phylogenetic Trees 2018.

Randau M, Goswami A, Hutchinson JR, Cuff AR, Pierce SE. Cryptic complexity in felid vertebral evolution: shape differentiation and allometry of the axial skeleton. Zool J Linnean Soc 2016; 178:183–202.

R Core Team. (2021) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Available in: <https://www.r-project.org>.

Reidenberg JS. Anatomical adaptations of aquatic mammals. Anat Rec 2007; 290:507–513.

Reidenberg JS. Terrestrial, Semiaquatic, and Fully Aquatic Mammal Sound Production Mechanisms. Acoust Today 2017; 13(2):35-43.

Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. J Mammal 2002; 83(2): 333-344.

Reis SF, Duarte LC, Monteiro LR, Von Zuben FJ. 2002. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. J Mammal 2002; 83(2):345-353.

Relyea RA. Costs of phenotypic plasticity. Am Nat 2002; 159:272–282.

Renaud S, Auffray JC, Michaux J. Conserved phenotypic variation patterns, evolution along lines of least resistance, and departure due to selection in fossil rodents. Evolution 2006; 60:1701–1717.

Revell LJ. Phylogenetic signal and linear regression on species data. Methods in Ecol Evol 2010; 1:319-329.

Revell LJ. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). Methods in Ecol Evol 2012; 3:217–223.

Revell LJ. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. Evolution 2009; 63:3258-3268.

Reynolds PS. How big is a giant? The importance of method in estimating body size of extinct mammals. J Mammal 2002; 83:321–332.

Ribeiro MCP. Correlações entre parâmetros cinemáticos da locomoção terrestre e energética em *Cebus apella* (macaco-prego). São Paulo: M. C. P. R., Tese

(Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Fisiologia. 2006. 177p.

Ricklefs RE, Miles D. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago, 1994; pp. 13-41.

Rinderknecht A, Blanco RE. The largest fossil rodent. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 2008; 275:923-928

Rissech C, Black S. Scapular development from the neonatal period to skeletal maturity: A preliminary study. *Inter J Osteoarchaeology* 2007; 17(5):451–464.

Rocha-Barbosa O, Casinos A. Geometry and evolutionary parallelism in the long bones of cavioid rodents and small artiodactyls. *J Biosc* 2011; 36(5):887–895.

Rocha-Barbosa O, Loguercio MFC, Casinos A, das Chagas KSS, dos Santos AJ. Ecomorphological and locomotor diversity in caviomorph rodents with emphasis on cavioids. In: A.I. Vassallo and D. Antonucci (eds.), *Biology of Caviomorph Rodents, Diversity and Evolution*, SAREM, Buenos Aires. 2015; 139–166.

Rocha-Barbosa O, Loguercio MFC, Renous S, Gasc J-P. Limb joints kinematics and their relation to increasing speed in the guinea-pig, *Cavia porcellus* (Mammalia: Rodentia). *J Zool* 2005; 266:293–305.

Rocha-Barbosa, O, Renous S, Gasc JP. Adaptation a la course chez le cobaye *Cavia porcellus* (Mammifere, Rongeur, Caviomorphe). *Bull Soc Zool Fr* 1996; 121: 115–117.

Rocha-Barbosa O, Youlatos D, Gasc J-P, Renous S. The clavicular region of some cursorial Cavoidea (Rodentia:Mammalia). *Mammalia* 2002; 66:413–421.

Rocha PLB. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. *Mammalia* 1995; 59(4):537-549.

Rocha, PLB, Renous S, Abourachid A, Hofling E. Evolution toward asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaptation. (Report) *Can J Zool* 2007; 85(6): 709-717.

Rohlf FJ, Marcus LF. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol Evol* 1993; 8(4):129-132.

Rohlf FJ, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 1990; 39(1):40-59.

Rohlf FJ. TpsDig, digitize landmarks and outlines. Version 2.05 [Computer program]. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York 2005.

Rohlf FJ. TpsDig2, version 2.31. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook 2017.

Rohlf FJ. TpsUtil, version 1.78, Software. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook 2019.

Rolian C. Developmental basis of limb length in rodents: evidence for multiple divisions of labor in mechanisms of endochondral bone growth. *Evol Dev.* 2008; 10(1):15-28.

Rose KD, Chinnery BJ. The postcranial skeleton of early Eocene rodents. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 2004; 36:211–244.

Rose KD. *The Beginning of the Age of Mammals.* 2006. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Rose MD. Functional anatomy of the elbow and forearm in primates. In: Gebo, D.L. (Ed.), *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates.* Northern Illinois University Press, DeKalb, 1993; 70-95.

Rose MD. New postcranial specimens of catarrhines from the Middle Miocene Chinji Formation, Pakistan: descriptions and a discussion of proximal humeral functional morphology in anthropoids. *J hum Evol* 1989; 18:131-161.

Roth G. Wake DB. Conservation and innovation in the evolution of feeding invertebrates. In: *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates.* (Eds: Wake, D. B. & Roth, G.) John Wiley & Sons 1989; pp 7-21.

Roth VL. Cranial integration in the Sciuridae. *Am Zool* 1996; 36:14-23.

Roth VL, Mercer JM. Morphometrics in Development and Evolution. *American Zoologist* 2000; 40:801–810.

Rowe DL, Huchon D, Madsen O, Sibbald MJJB, Ament K, Stanhope MJ, Catzeflis F, De Jong WW, Douzery EJP. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Mol Biol Evol* 2002; 19:1053-1065.

Ruff CB. Long bone articular and diaphyseal structure in OldWorld monkeys and apes. I: locomotor effects. *Am J Phys Anthropol.* 2002; 119, 305e342.

Rull V. Speciation timing and neotropical biodiversity: The tertiary–quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Mol Ecol* 2008; 17:2722–2729.

Rutherford SL, Lindquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 1998; 396:336–343.

Rutherford SL. From genotype to phenotype: buffering mechanisms and the storage of genetic information. *BioEssays* 2000; 22:1095–1105.

Rutherford SL. Between genotype and phenotype: protein chaperones and evolvability. *Nat Rev Genet* 2003; 4:263–274.

Sallam HM, Seiffert ER, Simons EL. Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *Proc Natl Acad Sci* 2009; (39):16722–16727.

Salton JA, Sargis EJ. Evolutionary Morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) Forelimb Skeleton. In: Sargis E.J., Dagosto M. (eds) *Mammalian Evolutionary Morphology. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series*. Springer, Dordrecht. *Mammal Evol Morphol* 2008; 51-71.

Salton JA, Sargis EJ. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton. *J Morphol* 2009; 270(3):367-387.

Samuels JX. Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zool J Linn Soc* 2009; 156:864–888.

Samuels JX, Meachenand JA, Sakai SA. Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. *J Morphol* 2013; 274:121–146.

Samuels JX, Van Valkenburgh B. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *J Morphol* 2008; 269(11):1387-411.

Sánchez-Villagra MR, Maier W. Ontogenetic data and the evolutionary origin of the mammalian scapula. *Naturwissenschaften* 2002; 89(10):459-461.

Sánchez-Villagra MR; Aguilera O & Horovitz I. The anatomy of the world's largest extinct rodent. *Science* 2003; 301:1708–1710.

Sansalone G, Colangelo P, Kotsakis T, Loy A, Castiglia R, Bannikova AA, Zemlemerova ED, Piras P. Influence of Evolutionary Allometry on Rates of Morphological Evolution and Disparity in strictly Subterranean Moles (Talpinae, Talpidae, Lipotyphla, Mammalia). *J Mammal Evol* (2018) 25:1–14.

Santos JWA, Lacey EA. Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. *J Mammal* 2011; 92(1):3–11.

Sargis EJ. Functional morphology of the forelimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *J Morphol* 2002; 253(1):10-42.

Sargis EJ. Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *J Morphol* 2002; 254(2):149–185.

Scales JA, Butler MA. Adaptive evolution in locomotor performance: How selective pressures and functional relationships produce diversity. *Evolution* 2016; 70(1):48-61.

Scheffers BR, Phillips BL, Laurance WF, Sodhi NS, Diesmos A, Williams SE. Increasing arboreality with altitude: a novel biogeographic dimension. *Proc. R. Soc. B*. 2013; 280: 20131581.

Scheiner SM, Callahan HS. Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 1999; 53:1704-1713.

Schlichting CD, Pigliucci M. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *The American Naturalist* 1993; 142:367-371.

Schmidt A, Fischer MS. Arboreal locomotion in rats – the challenge of maintaining stability. *J Exp Biol* 2010; 213:3615–3624.

Schmidt M. Forelimb proportions and kinematics: how are small primates different from other small mammals? *J Experimental Biol* 2008; 211:3775–3789.

Schmidt-Kittler N. Feeding specializations in rodents. *Senckenberg Lethaia* 2002; 82:141–152.

Schmidt-Kittler N. Microdontology and macrodontology in herbivorous mammals. *Palaeontographica Abteilung A* 2006; 278:163–179.

Schultz A. Age changes, variability and generic differences in body proportions of recent hominoids. *Folia Primatologica* 1973; 19:338–359.

Seckel L, Janis C. Convergences in scapula morphology among small cursorial mammals: an osteological correlate for locomotory specialization. *J Mamm Evol* 2008; 15:261–279.

Sehn F. Adaptação ao hábito fossorial em mamíferos: Uma análise comparativa entre *Riogradia guaibensis* e *Ctenomys torquatus*. Orientador: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências. Porto Alegre, dezembro de 2013. Curso de Ciências Biológicas: Bacharelado.

Sena EN. Avaliação de risco de predação e comportamento de tamborilar em *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae). Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia. 2007; p.59.

Senturia SJ. Morphometry and allometry of the primate humerus. *Primates* 1995; 36(4):523-547.

Sereno PC, Mckenna MC. Cretaceous multituberculate skeleton and the early evolution of the mammalian shoulder girdle. *Nature* 1995; 377:144–147.

Shaw AK. Causes and consequences of individual variation in animal movement. *Mov Ecol* 2020; 8:12.

Shumway CA. Habitat complexity, brain, and behavior. *Brain Behav. Evol.* 2008; 72:123–134.

Sikes RS, Gannon WL. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J Mammal* 2011; 92:235–253.

Smith JM, Savage RJG. Some locomotory adaptations in mammals. *Zool J Linnaean Soc* 1956; 42: 603-622.

Smith KK. The form of the feeding apparatus in terrestrial vertebrates: studies on adaptation and constraint. Chap. 4. In: *The skull*. Vol. 3. (Eds: Hanken, J. & Hall, B. K.) Chicago Univ. Press, Chicago, 1993; pp 150-196.

Smith KK. Integration of craniofacial structures during development in mammals. *Am Zool* 1996; 36:70-79.

Smith TD, Mooney MP, Siegel MI, Taylor AB, Burrows AM. Shape of scapular sossae in freshwater and marine dolphins. *J Mammal* 1994; 75(2): 515-519.

Smith UE, Hendricks JR. Geometric Morphometric Character Suites as Phylogenetic Data: Extracting Phylogenetic Signal from Gastropod Shells. *Systematic Biol* 2013; 62(3):366–385.

Sobrero R, Campos VE, Giannoni SM, Ebensperger LA. *Octomys mimax* (Rodentia: Octodontidae). *American Society of Mammalogists, Oxford University Press, Mammal Species* 2010; 42(1):49–57,

Soligo C, Martin RD. Adaptive origins of primates revisited. *Journal of Human Evolution* 2006; 50:414–430.

Sousa EPB. *Acervos científicos brasileiros de vertebrados: uma análise crítica no atual contexto de conservação da biodiversidade*. Universidade Federal do Tocantins, Palmas, 2018; 110 f.

Souza MJ, Yonenaga-Yassuda Y. Chromosome variability of Sex chromosomes and NOR's in *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Cytogenet Cell Genet* 1982; 33:197-203.

Stein BR. Morphology of subterranean rodents. In: Lacey EA, Patton JL, Cameron GN, eds. *Life underground: the biology of subterranean rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 2000; 19–61.

Steiner-Souza F; de Freitas TRO, Cordeiro-Estrela P. Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. *Biol J Linnean Soc* 2010; 100:353–367.

Stöver BC, Müller KF. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 2010; 11(1):7.

Streilein KE. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga I. Climate and fauna composition. *Ann Carnegie Mus* 1982; 51:79–107.

Streilein KE. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. II. Water relations. *Ann Carnegie Mus* 1982a.; 51(6):109–126.

Streilein KE. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga.

III. Reproductive biology and population ecology. *Ann Carnegie Mus* 1982b; 51(13): 251–269.

Streilein KE. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. V. Agonistic behaviour and overview. *Ann Carnegie Mus* 1982c; 51(17):345–369, 1982c.

Sustaita D, Pouydebat E, Manzano A, Abdala V, Hertel F, Herrel A. Getting a grip on tetrapod grasping: form, function, and evolution. *Biological Reviews* 2013; 88:380–405.

Svartman M. Levantamento cariotípico de roedores da região do Distrito Federal. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo 1989.

Svensson E. The speed of life-history evolution. *Tree* 1997; 12(10):380-381.

Swiderski DL. Morphological evolution of the scapula in tree squirrels, chipmunks, and ground squirrels (Sciuridae): an analysis using thin-plate splines. *Evolution* 1993; 47:1854–1873.

Symonds MER, Blomberg SP. A primer on phylogenetic generalised least squares. In: Garamszegi LZ, ed. *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology*. Berlin: Springer-Verlag 2014; 105–130.

Szalay FS, Dagosto M. Locomotor adaptations as reflected on the humerus of Paleogene primates. *Folia Primatol* 1980; 34:1-45.

Szalay FS, Sargis E. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 2001; 23:139–302.

Tague RG. Commonality in pelvic anatomy among three fossorial, scratch-digging, mammalian species. *J Mammal Evol* 2020; 27:315–327.

Talanda M. Evolution of postcranial skeleton in worm lizards inferred from its status in the Cretaceous stem-amphisbaenian *Slavoia darevskii*. *Acta Palaeontologica Polonica* 2017; 62:9–23.

Taraborelli P, Corbalán V, Giannoni S. Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology* 2003; 109:475—485.

Tarling DH. The geologic evolution of South America with special reference to the last 200 million years, In: Ciochon R.L. & Chiarelli A.B. (Eds), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental drift*. Plenum Press, New York. 1980; 1-41.

Tarquini J, Toledo N, Morgan CC, Soibelzon, LH. The forelimb of †*Cyonasua* sp. (Procyonidae, Carnivora): ecomorphological interpretation in the context of carnivorans. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb* 2017; 106(04):325–335.

Tarquini J, Morgan CC, Toledo N, Soibelzon LH. Comparative osteology and functional morphology of the forelimb of *Cyonasua* (Mammalia, Procyonidae), the first South American carnivoran. *J Morphol* 2019; 280(3):446–470.

Tavares WC, Abi-Rezik P, Seuánez HN. Historical and ecological influence in the evolutionary diversification of external morphology of Neotropical spiny rats (Echimyidae, Rodentia). *J Zool Syst Evol Res* 2018; 56:453–465.

Tavares WC, Pessôa LM. Effects of size, phylogeny and locomotor habits on the pelvic and femoral morphology of South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc* 2020; 131:835–869.

Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN. Phylogenetic and size constraints on cranial ontogenetic allometry of spiny rats (Echimyidae, Rodentia). *J Evol Biol* 2016; 29:1752–1765.

Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN. Plio-Pleistocene history of the endangered spiny rat *Trinomys eliasi* (Echimyidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *J Mammal* 2015; 96:94–106.

Tavares WC, Pessôa LM. Variação Morfológica em Populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de Restingas e Matas de Baixada no Estado do Rio de Janeiro. In: Pessôa LM, Tavares WC, Siciliano S, eds. *Mamíferos de Restingas e Manguezais do Brasil*. Rio de Janeiro: Soc Bras Mastozool 2010; 128–154.

Tavares WC, Vozniak JH, Pessôa LM. Evolution of appendicular specializations for fossoriality in Euryzygomatomyine spiny rats across different Brazilian Biomes (Echimyidae, Hystricognathi, Rodentia). *J Mammal Evol* 2020; 27: 299–314.

Taylor AB. Scapula form and biomechanics in gorillas. *J Human Evol* 1997; 33(5):529–553.

Taylor BK. Functional anatomy of the forelimb in vermilinguas (anteaters). In *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Montgomer GG. (Ed). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. 1985:151–162.

Taylor ME. Locomotor adaptations by carnivores. In: Gittlerman JL. (eds) *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Springer, Boston, 1989. MA.

Taylor ME. The functional anatomy of the forelimb of some African viverridae (Carnivora). *J Morphol* 1974; 143(3):307-35.

Thompson JD. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends Ecol Evol* 1991; 6:246-249.

Thorington RWJr, Darrow K, Betts ADK. Comparative myology of the forelimb of squirrels (Sciuridae). *J Morphol* 1997; 234:155-182.

Toledo N, Bargo MS, Vizcaíno SF, Fabián S, de Lullis G, François RF. Evolution of body size in anteaters and sloths (Xenarthra, Pilosa): Phylogeny, metabolismo, diet



and substrate preferences; Royal Society of Edinburgh; Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb 2017; 106(4):289-301.

Torres-Martínez MM, Ramírez-Chaves HE, Noguera-Urbano EA, Colmenares-Pinzón JE, Passos FC, García J. On the distribution of the Brazilian porcupine *Coendou prehensilis* (Erethizontidae) in Colombia. *Mammalia*, 2019; 83(3):290–297.

Upham NS, Ojala-Barbour R, Brito JM, Velazco PM, Patterson BD. Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evol Biol* 2013; 13:191.

Upham NS, Patterson BD. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Mol Phylogenet Evol* 2012; 63(2):417–429.

Upham NS, Patterson BD. Phylogeny and evolution of caviomorph rodents: a complete timetree for living genera. In: Vassallo AI, Antenucci D, eds. *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*. Buenos Aires, Argentina: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), 2015; 63–120.

Usherwood JR, Gladman NW. Why are the fastest runners of intermediate size? Contrasting scaling of mechanical demands and muscle supply of work and power. *Biol. Lett.* 2020; 16:2020057920200579

Van Tienderen PH. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 1991; 45:1317–1331.

Van Tienderen PH. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution* 1997; 51:1372–1380.

Vassallo AI, Antenucci D. *Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and evolution* Aldo I. Vassallo & Daniel Antenucci (eds.). Series A: Mammalogical Research, vol. 1. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza, 2015; ix + 329 pp.

Vaughan TA, Ryan JM, Czaplewski NJ. *Mammalogy*. Jones & Bartlett Learning, 2011, Burlington

Veniaminova NA, Vassetzky NS, Lavrenchenko LA, Popov SV, Kramerov DA. Phylogeny of the Order Rodentia Inferred from Structural Analysis of Short Retroposon B1. *Russ J Genet* 2007; 43(7):757-768.

Verde Arregoitia LD, Fisher DO, Schweizer M. Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Royal Society Open Science*, 2017; 4(1):160957.

Verheyen R. Contribution a l'osteologie et a la systematique des Anseriformes. *Gerfaut*. 1953; 43:457-497.

Verzi DH, Morgan CC, Olivares AI. The history of South American octodontoid rodents and its contribution to evolutionary generalisations. *In: COX, P. G.; HAUTIER,*

L. (eds.). *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge: Cambridge University Press, 2015; 139–163.

Verzi DH, Olivares AI, Morgan CC, Álvarez A. Contrasting phylogenetic and diversity patterns in octodontoid rodents and a new definition of the family Abrocomidae. *J Mammal Evol* 2016; 23: 93–115.

Via S, Lande R. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 1985; 39:505-522.

Vianey-Liaud M, Hautier L, Marivaux L. Morphological disparity of the postcranial skeleton in rodents and its implications for paleobiological inferences: the case of the extinct Theridomyidae (Rodentia, Mammalia). Philip G. Cox; Lionel Hautier. *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogenetics, Functional Morphology and Development*, 2015; pp.539-588, Cambridge University Press.

Vieira RD. Variabilidade genética e interação genótipo-ambiente para tamanho e forma da asa em duas espécies de *Drosophila*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós graduação em Genética e Biologia Molecular, UNICAMP, 2002; 76p.

Virginio-Fonseca F. Morfometria geométrica e banco de dados na investigação de problemas biológicos em Culicidae. Orientador: Lincoln Suesdek. -- Universidade de São Paulo, Instituto de Ciências Biomédicas. 2018. 202p. Tese (Doutorado).

Vucetich MG, Arnal M, Deschamps CM, Pérez ME, Vieytes CE. A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. In: Vassallo AI, Antenucci D, eds. *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution*. Buenos Aires, Argentina: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), 2015; 11–62.

Vucetich MG, Verzi DH, Hartenberger JL. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA – Earth Planet Sci* 1999; 329(10):697-769.

Vucetich MG, Verzi DH. Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystricognathi) de la edad colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana* 1991; 28(1-2):67-74.

Vucetich MG, Vieytes EC, Pérez ME, Carlini AA. 2010. The rodents from la Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. In: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. 2010. *The paleontology and geology Gran Barranca: Evolution and environmental change through Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. p. 193-205.

Wagner G. What is the promise of developmental evolution? Part I: why is developmental biology necessary to explain evolutionary innovations? *J Exp Zool (Mol. Dev. Evol.)* 2000; 288:95–98.

Wainwright PC, Reilly SM. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago, 1994; pp.1-9.

Walmsley A, Elton S, Louys J, Bishop LC, Meloro C. Humeral epiphyseal shape in the felidae: The influence of phylogeny, allometry, and locomotion. *J Morphol* 2012; 273(12):1424–1438.

Weaver LN, Grossnickle DM. Functional diversity of small-mammal postcrania is linked to both substrate preference and body size. *Current Zool* 2020; 66(5):539–553.

Webster M, Zelditch ML. Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond. *Paleobiology* 2005; 31:354–372.

Weisbecker V, Schmid S. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mamm Biol* 2007; 72(1):27–44.

Werdelin L. Comparison of skull shape in marsupial and placental carnivores. *Aust J Zool* 1986; 34:109-117.

Werdelin L. Jaw geometry and molar morphology in marsupial carnivores: analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 1987; 13(3):342-350.

West-Eberhard MJ. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York 2003; 816p.

Wilson DE, Lacher TE Jr, Mittermeier RA. *Handbook of Mammals of the World: vol. 6: Lagomorphs and Rodents I*. Lynx Editions, Barcelona, Spain. 2016; p987.

Wilson DE, Reeder DM. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed)*, Johns Hopkins University Press, 2, 2005; 142 pp.

Wilson DE, Lacher TE Jr, R, Mittermeier RA. *Handbook of Mammals of the World: vol. 6: Lagomorphs and Rodents I: 1-987. I*. 2016. Lynx Editions, Barcelona, Spain.

Wilson RS, Husak JF, Halsey LG, Clemente CJ. Predicting the Movement Speeds of Animals in Natural Environments. *Integr Comp Biol* 2015; 55(6):1125–1141.

Wölfer J, Arnold P, Nyakatura JA. Effects of scaling and locomotor ecology suggest a complex evolution of scapular morphology in sciuriform rodents, *Biol J Linnean Soc* 2019; 127(2):175–196.

Woods CA. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of new and old world hystricomorph rodents. Doctor of philosophy in zoology in the graduate school of the University of Massachusetts. *Bull Am Mus Nat Hist* 1972; 147:3.

Woods CA, Hermanson JW. Myology of hystricognath rodents: an analysis of form, function and phylogeny. In: Luckett WP, Hartenberger J-L, editors. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. New York: Plenum Press; 1985. pp. 515–548.

Woods CA, Kilpatrick CW. Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference* - Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press. 2005; (3):1538–1600.

Wright KA. The relationship between locomotor behavior and limb morphology in brown (*Cebus apella*) and weeper (*Cebus olivaceus*) capuchins. *Am J Primatol* 2007; 69(7):736–756.

Wroe S, Milne N. Convergence and remarkably consistent constraint in the evolution of carnivore skull shape. *Evolution* 2007; 61(5):1251-60.

Wyss AR, Flynn JJ, Norell MA, Swisher CC, Charrier R, Novaceck MJ, Mckenna MC. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature* 1993; 365: 434-437.

Wyss AR, Flynn JJ, Norell MA, Swisher III CC, Novacek MJ, Mckenna MC, Charrier R. Paleogene mammals from the Andes of central Chile: A preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assessment. *Am Mus Nat Hist Nov* 1994; 3098:1–31.

Yeh PJ, Price TD. Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *Am Nat* 2004; 164(4):531–542.

Youlatos D, Couette S, Koufos GD. A functional multivariate analysis of *Mesopithecus* (Primates: Colobinae) humeri from the Turolian of Greece. *J Hum Evol* 2012; 63(1):219-30.

Youlatos D. Functional anatomy of forelimb muscles in Guianan Atelines (Platyrrhini: Primates). *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale* 2000; 21(4):137-151.

Young-Chae K, Areum K, Jongpyo L, Tae-Su K, Su-Gon P, Minhan K, Jung-Hyo L, Jung Ro L, Do-Hun L. Distribution and Management of Nutria (*Myocastor coypus*) Populations in South Korea. *Sustainability* 2019; 11:4169 1-12.

Young NM (2008) A comparison of the ontogeny of shape variation in the anthropoid scapula: Functional and phylogenetic signal. *Am J Phys Anthropol* 2008; 136(3):247-264.

Yuanqing W, Jin M, Xijun N, Chuankui L. Major events of Paleogene mammal radiation in China. *Geol J* 2007; 42:415-430.

Zaher HED, Young PS. As coleções zoológicas brasileiras: panorama e desafios. *Ciência e Cultura* 2003; 55(3):24–26.

Zefferer M. Adaptation des terminalen zehengliedes an die fortbewegung bei kleinsaugern (Mammalia). Bachelor Thesis, Zoologisches 2002; Museum der Universität Zurich.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press: London. 2004; 443 pp.






Zhang KY, Wiktorowicz-Conroy A, Hutchinson JR, Doube M, Klosowski M, Shefelbine SJ, *et al.* (2012). 3D Morphometric and Posture Study of Felid Scapulae Using Statistical Shape Modelling. PLoS ONE 2012; 7(4):e34619.

Zherebtsova O, Platonov V. Evolutionary transformation of the subcutaneous muscle in rodents of Ctenohystrica (Rodentia: Diatomyidae, Ctenodactylidae, and Hystricognathi). J Morphol 2020; 281(8):923-937.

## **ANEXOS**

## RESEARCH ARTICLE

# Variation in the skull morphometry of four taxonomic units of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae), from different Neotropical biomes

Jeiel G. Carvalhaes<sup>1,2</sup>  | Pedro Cordeiro-Estrela<sup>3</sup>  | Leandro S.L. Hohl<sup>4,5</sup>  |  
Roberto V. Vilela<sup>1</sup>  | Paulo S. D'Andrea<sup>1</sup>  | Oscar Rocha-Barbosa<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz/Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>2</sup>Programa de Pós-graduação Stricto sensu em Biodiversidade e Saúde, Instituto Oswaldo Cruz/Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>3</sup>Laboratório de Mamíferos, Departamento de Sistemática e Ecologia, CCEN, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, PB, Brazil

<sup>4</sup>Laboratório de Zoologia de Vertebrados Tetrapoda - LAZOVERTE, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>5</sup>Coordenação de Biologia, Centro Federal de Educação Tecnológica Celso Suckow da Fonseca – CEFET/RJ, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

## Correspondence

Roberto V. Vilela, Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz/Fiocruz, Av. Brasil, 4365, Manguinhos, CEP 21045-900, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.  
Email: roberto.vilela@hotmail.com

## Funding information

Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior; Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro; Fundação Oswaldo Cruz; Universidade do Estado do Rio de Janeiro; Fundação Oswaldo Cruz; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico

## Abstract

The echimyid rodents of the genus *Thrichomys* vary considerably in their behavior and feeding ecology, reflecting their occurrence in environments as different as the Caatinga, Cerrado, Pantanal, and Chaco biomes. While the genus was originally classified as monospecific, a number of *Thrichomys* species have been recognized in recent decades, based on morphometric, cytogenetic, and molecular analyses. While *Thrichomys* is well studied, the variation found in its cranial morphology is poorly understood, given the taxonomic and ecological complexities of the genus. Using a geometric morphometric approach, we characterized the differences found in the cranial morphology of four *Thrichomys* taxonomic units, including three established species, *Thrichomys apereoides*, *Thrichomys fosteri*, and *Thrichomys laurentius*, and one operational taxonomic unit (OTU), *Thrichomys* aff. *laurentius*. No significant differences were found among these units in cranium size, but significant variation was found in skull shape. The Procrustes distances provided a quantification of the differences in the shape of the skull, with the largest distances being found between *T. aff. laurentius* and *T. fosteri* in the dorsal view, and between *T. aff. laurentius* and *T. apereoides* in the ventral view. A Discriminant Function Analysis (DFA) with cross-validation determined that the pairings with the highest correct classification were *T. aff. laurentius* vs. *T. apereoides* and *T. aff. laurentius* vs. *T. fosteri*, in both views. The principal variation in skull shape was found in the posterior region and the zygomatic arch, which may be related to differences in diet.

## KEYWORDS

Caviomorpha, cranial variation, DFA, geometric morphometrics, OTU

## 1 | INTRODUCTION

Species of the genus *Thrichomys* (Trouessart, 1880), known as punarés, belong to the family Echimyidae, represent one of the most intriguing adaptive radiations of extant South American rodents. They are characterized by striking morphological diversification for the occupation of an ample diversity of ecological niches (Galewski,

Mauffrey, Leite, Patton, & Douzery, 2005; Mares & Ojeda, 1982). Unlike most other echimyids, which are found in the mesic habitats of the Amazon and Atlantic forests, and are mostly arboreal, *Thrichomys* is terrestrial and ranges throughout the South American diagonal of open, xeric biomes, the Caatinga, Cerrado, and Chaco, as well as the associated Pantanal wetlands (Mares & Ojeda, 1982; Nascimento et al., 2013; Pessôa, Tavares, Neves, & da Silva, 2015). *Thrichomys*

thus provides a valuable model for the evaluation of questions related to morphological evolution and speciation in dry ecosystems (Carvalhoes, Santos, Novaes, Finotti, & Cerqueira, 2015; Finotti et al., 2015; Mares & Ojeda, 1982).

*Thrichomys* had long been considered to be monospecific, even though its sole species, *Thrichomys apereoides* (Lund, 1839), had a number of subspecies (Anderson, 1997; Cabrera, 1961; dos Reis & Pessôa, 2004; Moojen, 1952). In the early 1990s, Leal-mesquita, Fagundes, Yonenaga-Yassuda, and Rocha (1993) observed two distinct karyomorphs in specimens from the Brazilian state of Bahia, and subsequent studies (Bonvicino, Otazu, & D'Andrea, 2002; Pessôa, Corrêa MM de, de Oliveira, & Lopes, 2004) confirmed considerable karyological variation within the distribution of the genus. These cytogenetic studies were complemented by morphological analyses, which played a pivotal role in disentangling the diversity found within *Thrichomys apereoides*, by revealing significant phenotypic discontinuities over geographic space (Bandouk, dos Reis, & Bordin, 1996; Bandouk & Reis, 1995; Basile, 2003; dos Reis, Duarte, Monteiro, & Von Zuben, 2002a, 2002b; Duarte, Monteiro, Von Zuben, & dos Reis, 2000; Duarte, Von Zuben, & dos Reis, 1998; Monteiro, Duarte, & dos Reis, 2003; Monteiro, Lessa, & Abe, 1999; Neves & Pessôa, 2011; Pessôa et al., 2004). In some cases, distinct life-history strategies and genetic incompatibilities between *Thrichomys* karyomorphs reinforced the case for the specific status of some forms (Borodin, Barreiros-Gomez, Zhelezova, Bonvicino, & D'Andrea, 2006; Teixeira et al., 2005).

A number of molecular phylogenetic studies (Braggio & Bonvicino, 2004; D'Elia & Myers, 2014; Nascimento et al., 2013; Vilela, Machado, & Yonenaga-Yassuda, 2008; Vilela R do, 2005) have proposed alternative taxonomic arrangements for *Thrichomys*, applying the available names to some of the clades, but without revising the genus systematically. Similarly, the most recent taxonomic revisions (dos Reis & Pessôa, 2004; Pessôa et al., 2015) have overlooked some of the lineages identified in these molecular phylogenies. The most recent checklists (Paglia et al., 2012; Pessôa et al., 2015) consider four valid species: *T. apereoides* ( $2n = 28$ , FN [Fundamental Number] = 50/52), *Thrichomys inermis* (Pictet, 1841) with  $2n = 26$  and FN = 48, *Thrichomys laurentius* (Thomas, 1904) with  $2n = 30$  and FN = 54, and *Thrichomys pachyurus* (Wagner, 1845) with  $2n = 34$  and FN = 64. Pessôa et al. (2015) considered an additional nomen, *fosteri*, to be a junior synonym of *pachyurus*. However, several authors have argued that the Paraguayan form ( $2n = 34$ , FN = 64) should be denominated *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903, and that *T. pachyurus* is, in fact, a distinct form ( $2n = 30$ , FN = 56), from the Brazilian Midwest (D'Elia & Myers, 2014; Nascimento et al., 2013; Vilela et al., 2008; Vilela R do, 2005).

Nascimento et al. (2013) reassessed the taxonomic nomenclature of the genus, based on the available biogeographic, karyological, and molecular data, and recognized five species and three operational taxonomic units (OTUs, acronym used, especially in phenetic systematics, to refer to terminal taxa in the universe delimited by an analysis, whether individuals, populations, species or groups of species. Sokal & Sneath, 1963). It can be defined by diverse criteria. An OTU can be a terminal taxon in a phylogeny, a cluster in a multivariate morphometric statistical analysis or a group in a distance-based analysis. The term OTU is commonly used to designate *Thrichomys aff. laurentius*, *T. aff. apereoides* and *T. aff. inermis* because, despite their monophyly and

diagnosability, their naming and taxonomic rank remains contentious. The species are *T. apereoides* ( $2n = 28$ , FN = 50), *Thrichomys fosteri* ( $2n = 34$ , FN = 64), *T. inermis* ( $2n = 26$ , FN = 48), *T. laurentius* ( $2n = 30$ , FN = 54), and *T. pachyurus* ( $2n = 30$ , FN = 56), and the OTUs are *T. aff. apereoides* ( $2n = 28$ , FN = 52), *T. aff. inermis* ( $2n = 26$ , FN = 48), and *T. aff. laurentius* ( $2n = 30$ , FN = 54).

A number of contentious points have profound consequences for the understanding of the diversification of the genus *Thrichomys*. Pessôa et al. (2015), based on diagnostic morphological characters, redefined the distribution of *T. apereoides*, *T. inermis*, and *T. laurentius*, in northeastern Brazil, primarily in the Caatinga biome. The distribution of these three species overlap, creating putative sympatry zones. However, Nascimento et al. (2013) argued that these species are allopatric, and that the ancient course of the São Francisco River, the third-largest river in South America, which bisects the Caatinga, played a central role in the diversification of *Thrichomys*, together with the effects of climate fluctuations in the mid-section of this river. Both scenarios are possible, given that the diversification of the genus dates back to at least the Miocene, allowing ample time for a complex patchwork of dispersal, extinctions, vicariance, and secondary contact events (see Nascimento et al., 2013, for a model).

Despite significant recent advances in systematic and their importance to ecological, evolutionary, and health aspects, the *Thrichomys* genus lacks in morphological studies that aim to quantify and describe its skull morphology differentiation. Based on a previous molecular phylogenetic study (Nascimento et al., 2013) that showed that these taxa are monophyletic and have deep divergences of Pliocene origin, we hypothesize that these differences also will be detectable in skull morphology between the species *T. apereoides*, *T. fosteri*, and *T. laurentius*, as well as the OTU *T. aff. laurentius*. The aim of the present study was to demonstrate, through Geometric Morphometrics approaches, size, and shape variations among *Thrichomys* skulls collected in Brazilian Caatinga, Cerrado, and Pantanal biomes.

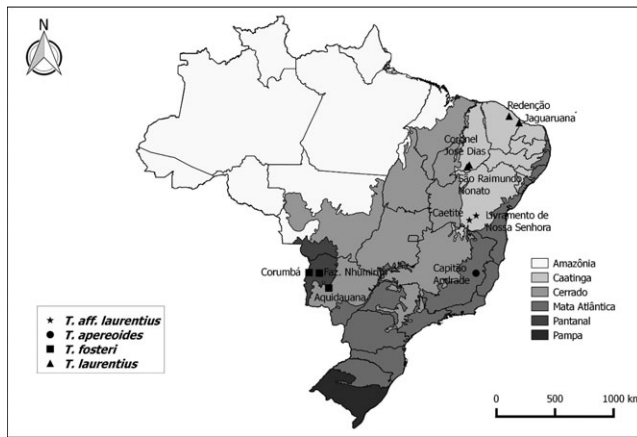
## 2 | MATERIAL AND METHODS

### 2.1 | Sample studied

We used a geometric morphometric approach to investigate *Thrichomys* specimens from Brazil representing four distinct taxonomic units. These specimens have been karyotyped in a previous study, and some were sequenced for the mitochondrial cytochrome *b* gene and the nuclear  $\beta$ -fibrinogen intron seven (Nascimento et al., 2013). The species were *T. apereoides*, from the state of Minas Gerais (Cerrado), *T. fosteri*, from Mato Grosso do Sul (Pantanal), and *T. laurentius*, from Ceará and Piauí, representing the Caatinga biome (Figure 1). The OTU was *T. aff. laurentius*, from Bahia (Caatinga). All the localities were well outside the putative zones of sympatry identified by Pessôa et al. (2015). These sympatry zones are termed as putative because Nascimento et al. (2013) have contended their existence. In their hypothesis all, species are allopatric. The taxonomic nomenclature was based on Nascimento et al. (2013).

A total of 203 adult (identified by the complete eruption of the third molar) specimens were collected from different wild populations





**FIGURE 1** Map showing the localities from which the *Thrichomys* specimens were collected, and their respective biomes

in the Caatinga, Cerrado, and Pantanal biomes. Specimen collection was authorised by permanent licence SISBio/ICMBio number 13373-1, issued by the Chico Mendes Institute for the Conservation of Biodiversity (ICMBio).

The animals were collected in Tomahawk live traps and euthanised by an intra-cardiac injection of KCl following deep anaesthesia. These procedures adhered to the guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research (Sikes & Gannon, 2011) and the guidelines for animal capture, handling, and care of the Ethics Committee on the Use of Animals in Experiments of the Oswaldo Cruz Institute (CEUA-IOC, numbers L-049/08 and LW81/12).

Our sample included 54 specimens of *T. laurentius* from two localities, in the municipalities of Coronel José Dias (08°50'10.87" S, 42°29'48.20" W) and São Raimundo Nonato (09°00'54.24" S, 42°41'45.34" W), in the Brazilian state of Piauí, and two other others, Jaguaruana (4°49'54.55" S, 37°46'53.01" W) and Redenção (4°13'25.94" S, 38°43'47.33" W), in Ceará. The *T. fosteri* specimens ( $N = 104$ ) were obtained from three localities in Mato Grosso do Sul, in Aquidauana (20°28'29.71" S, 55°47'10.56" W), Corumbá (19°00'36.52" S, 57°39'16.73" W), and Fazenda Nhumirim (19°03'37.82" S, 56°40'25.92" W). Nineteen *T. apereoides* specimens were collected from Capitão Andrade (19°04'13.02" S, 41°51'48.33" W) in Minas Gerais, while 26 *T. aff. laurentius* specimens were obtained from two sites in Bahia, in Caetité (14°03'45.97" S, 42°29'10.38" W) and Livramento de Nossa Senhora (13°38'20.24" S, 41°50'40.15" W). The specimens are currently deposited in the mammal collection of the Laboratory of the Biology and Parasitology of Wild Mammal Reservoirs at the Oswaldo Cruz Institute (FIOCRUZ) in Rio de Janeiro, Brazil.

## 2.2 | Image capture

We captured images of the dorsal and ventral views of the specimens' skulls using a digital Canon EOS 400D/Rebel Xti SLR camera, fitted with an 18 mm lens and fixed at 22.5 cm above the photographic plane on a tripod. Shutter speed was 1/60 s, and the ISO was 400. A scale bar was placed in the photographic plane to provide a measurement parameter. As many of the specimens lacked the mandible, only the skulls were analysed.

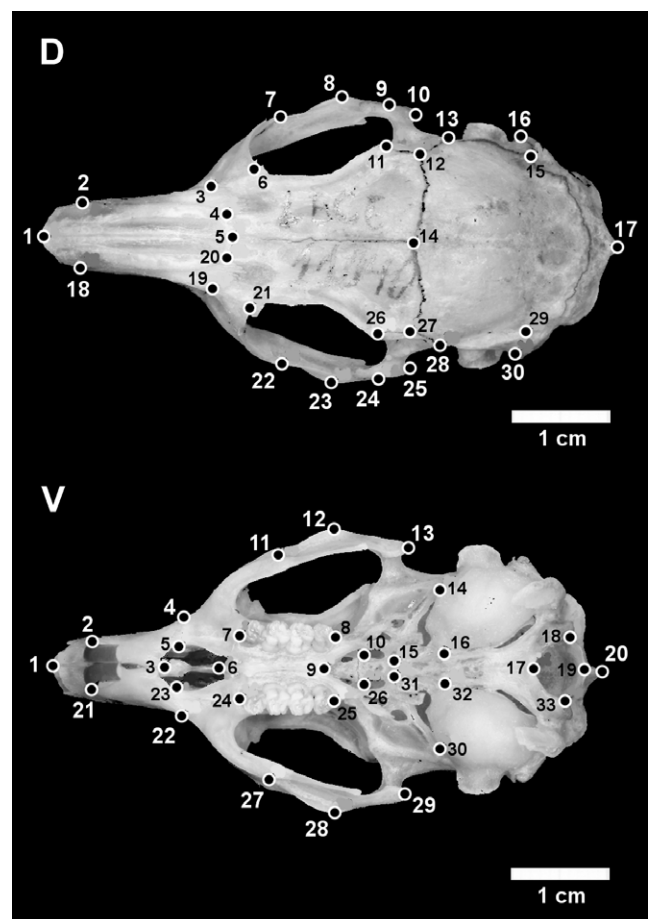
## 2.3 | Geometric morphometrics procedures

For the geometric morphometrics, 30 two-dimensional landmarks were established in the dorsal view of the skull (Figure 2), and 33 landmarks of homologous structures were established for the ventral view, using the TPSDig 2.05 software (Rohlf, 2005). The landmarks were defined following dos Reis et al. (2002a, 2002b), Nicola et al. (2003), Cardini and O'Higgins (2005), and D'Anatro and Lessa (2006), and are fully described in Table 1.

The analyses were run separately for the dorsal and ventral data. For each dataset (dorsal or ventral), we ran intraspecific and interspecific analyses of the four taxonomic units. The sample size of each data set is given in Table 2. As no significant variation was found between males and females, all the specimens of each taxonomic unit were pooled for the analyses. We removed the effects of size, position, and orientation through a Procrustes least-squares superimposition (Rivera & Claude, 2008; Rohlf & Slice, 1990), and ran a principal component analysis (PCA) to verify the main trends of variation and possible outliers (Jolliffe, 2002).

## 2.4 | Size and shape variation

Size differences among taxonomic units were tested based on the Centroid Size values through ANOVA using PAST version 3.08 (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). Shape (i.e., the Procrustes coordinates) was



**FIGURE 2** Positions of the landmarks in the dorsal (D) and ventral (V) views of the *Thrichomys* skull

**TABLE 1** Definition of the landmarks analyzed in this study

Dorsal view:	
1	Anterior extremity of the suture between the nasals;
2:18	Antermost point of the suture between the nasals and premaxillary;
3:19	Suture between the premaxillary, maxillary, and frontal;
4:20	Suture between the nasal, frontal, and premaxillary;
5	Suture between the nasals and frontals;
6:21	Suture between the frontal and maxillary in the lachrymal region;
7:22	Suture between the tip of the anteorbital jaw and contour of the skull;
8:23	Point of maximum transverse width of the zygomatic arch;
9:24	Point the suture between jugal and squamosal zygomatic arch on the contour of the skull;
10:25	Tip of the posterior process of jugal;
11:26	Antermost point of the suture between the frontal and squamosal;
12:27	Suture between the frontals and parietal;
13:28	Posteriormost point of the suture between the frontal and squamosal;
14	Suture between frontal and parietal;
15	Suture between the parietal, occipital, and the squamosal posterior process;
16:30	Suture between the squamosal, tympanic, and post-tympanic mastoid process;
17	Posteriormost point of the occipital.
Ventral view:	
1	Anterior extremity of the suture between the nasals;
2:21	Anterolateral extremity of the incisive alveolus;
3	Antermost point of the premaxillary in the incisive foramen;
4:22	Suture between the premaxillary and maxillary in the outline of the cranium (in the photographic plane);
5:23	Antermostpoint of the suture between premaxillary and maxillary;
6	Suture between the vomerine portion of the premaxillary and maxillary in the incisive foramen;
7:24	Intersection between the anterior end of the premolar and maxillary;
8:25	Intersection between the posterior end of the third molar and maxillary;
9	Antermost point of the mesopterygoid fossa;
10:26	Most lateral point of the suture between the presphenoid;
11:27	Suture between the maxillary and jugal;
12:28	Point of maximum width of the skull at zygomatic arch;
13:29	Tip of the process between the jugal and squamosal;
14:30	Suture between the squamosal, tympanic, and alisphenoid;
15:31	Point where the suture between basioccipital and basisphenoid connects with the tympanic bulla;
16:32	Suture between basisphenoid, basioccipital, and the auditory bulla;
17	Antermost point of the foramen magnum;
18:33	Lateralmost point of the foramen magnum;
19	Posteriormost point on the inside edge of the occipital condyle;
20	Posteriormost point of the occipital.

**TABLE 2** Sample size for the skull views of each taxonomic unity

Taxon	Dorsal	Ventral
<i>T. aff. Laurentius</i>	9	9
<i>T. apereoides</i>	19	20
<i>T. fosteri</i>	88	94
<i>T. laurentius</i>	27	30
Total	142	153

regressed on size (Centroid Size) to test the variation in shape related to skull size. Differences among taxonomic units in skull shape were tested with an ANOVA, applied to the Procrustes distances (Procrustes ANOVA). The differences in shape between pairs of taxa were quantified, and permutation tests were run using Procrustes distances with 1,000 permutations. The Procrustes distance was selected for this analysis because it is less sensitive to small sample size than the Mahalanobis distance (Klingenberg, 2015).

The wireframes, used to describe the shape variation, and the correct-classification percentages were assessed using a Discriminant Function Analysis (DFA) with leave-one-out cross-validation among six possible pairings. The correct-classification percentages of the Procrustes distances were used to evaluate phenotypic divergence among groups, as well as the correct classification of each specimen.

Neighbor-Joining phenograms, based on the Procrustes distances, were produced to illustrate the differences in shape among the taxonomic units. The neighbor-joining method is not a method of tree estimation. It is a clustering algorithm applied to distance matrices. The Procrustes distance matrix is the distance between shapes in shape space, meaning that it summarizes the whole shape difference in a single metric (which is one of the main advantages of using geometric morphometric because this shape space has known mathematical properties and can thus be used for statistical testing between shapes; Klingenberg, 2011). Geometric morphometrics analyses, Procrustes ANOVA, DFA, wireframes were run in MorphoJ (Klingenberg, 2011) and part of the statistical analyses, neighbor-joining, in the R software (R Development Core Team, 2016) with package ape (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004).

### 3 | RESULTS

The analysis of the variation in size among the taxonomic units found no significant pattern for either the dorsal ( $F = 1.72$ ,  $p = 0.1660$ ) or ventral ( $F = 2.38$ ,  $p = 0.07$ ) views. The regression of the Procrustes coordinates on Centroid Size indicated a significant influence of skull size on the shape in both views (dorsal— $p < 0.0001$  and ventral— $p < 0.0001$ ) and high percentages of prediction were obtained (dorsal—total sums of squares = 0.353; Predicted = 20.8% and ventral—total sums of squares = 0.348; Predicted = 23.65%). The ANOVA of the Procrustes distances of the skull found significant shape variation in both dorsal ( $F = 4.06$ ,  $p < 0.0001$ ) and ventral ( $F = 7.37$ ,  $p < 0.0001$ ) views. The pairwise permutation tests for the Procrustes distances of skull shape between taxa were also highly significant ( $p < 0.0001$ ) for both dorsal and ventral datasets (Table 3).

The first two axes of the PCA for the dorsal view together explained 44.08% of the variation in shape (PC1 = 28.64%; PC2 =

**TABLE 3** Pairwise Procrustes distances between taxa obtained from geometric morphometric analysis according to the skull views

Procrustes dorsal distances			
	<i>T. aff. Laurentius</i>	<i>T. apereoides</i>	<i>T. fosteri</i>
<i>T. apereoides</i>	0.0324		
<i>T. fosteri</i>	<b>0.0395</b>	0.0264	
<i>T. laurentius</i>	0.0274	0.0197	0.0216
Procrustes ventral distances			
	<i>T. aff. laurentius</i>	<i>T. apereoides</i>	<i>T. fosteri</i>
<i>T. apereoides</i>	<b>0.0392</b>		
<i>T. fosteri</i>	0.0368	0.0274	
<i>T. laurentius</i>	0.0339	0.0384	0.0318

The higher distances are highlighted in bold.

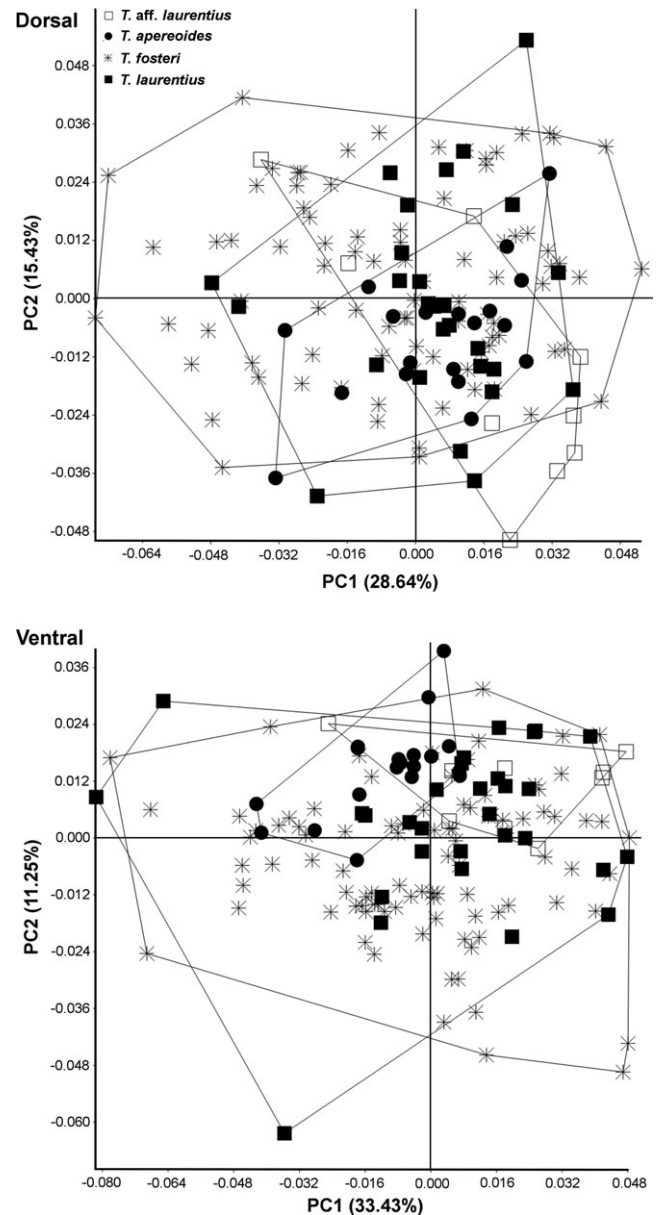
15.43%; Supporting Information). For the ventral view, the first two axes summarised 44.68% of the variation in shape change (PC1 = 33.43; PC2 = 11.25; Eigenvalues and factor loadings in Supporting Information). In the plot of these two first axes (for both dorsal and ventral views), most taxonomic units clustered near the origin of each axis (Figure 3).

The pairwise Procrustes distances (Table 3) from the dorsal data set indicated that *T. aff. laurentius* was distinct from the other taxa, with the greatest distance being found between *T. aff. laurentius* and *T. fosteri*, and the second-greatest distance between *T. aff. laurentius* and *T. apereoides*, while the smallest distance was between *T. apereoides* and *T. laurentius*. In the case of the ventral dataset, by contrast, the greatest distance was found between *T. aff. laurentius* and *T. apereoides*, and the second-greatest distance was between *T. apereoides* and *T. laurentius*, while the shortest distance was between *T. apereoides* and *T. fosteri*.

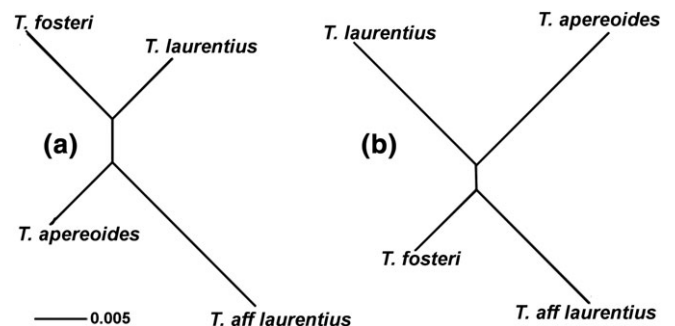
One important finding of this analysis was the confirmation that *T. aff. laurentius* is distinct from *T. laurentius*. While the skull shape of the other taxa varied considerably, the distances among them, as summarized by the Neighbor-Joining (NJ) clustering diagrams (Figure 4), also showed that *T. aff. laurentius* was the most divergent taxon, based on the dorsal-view data set, with *T. apereoides* as a sister taxon. In the ventral-view dataset, *T. apereoides* was the most divergent taxon, with *T. laurentius* as its sister taxon.

In the discriminant function analysis (DFA) of the dorsal-view data set, the scores of correct cross-classification after the allocation of the groups, were 66% and 84% for the *T. aff. laurentius* and *T. apereoides* pairing, respectively, and 78% and 86% for the *T. apereoides* and *T. fosteri* pairing, respectively (Table 4). All the values were significant ( $p < 0.05$ ). The cross-validation of the ventral-view database produced percentages of 88% and 100% for the *T. aff. laurentius* and *T. apereoides* pair, respectively, and 90% and 93% for the *T. apereoides* and *T. laurentius* pair. All the values were significant ( $p < 0.001$ ).

In the DFA wireframes for the dorsal view, the greatest differences in shape were found between *T. aff. laurentius* and *T. fosteri*, in the shape at the anterior and medial cranial regions, with *T. aff. laurentius* having more elongated nasal features, expanded parietals and, consequently, a wider interparietal (Figure 5). The *T. fosteri* skull has relatively broader zygomatic arches, in contrast with the neurocranial region, not only in comparison with *T. aff. laurentius* but also with all the other pairings analysed. The most similar dorsal views were found

**FIGURE 3** Scatterplots of the first pair of principal components (PC1 vs. PC2) for the dorsal and ventral skull views

between *T. apereoides* and *T. laurentius*. All the other four pairings presented differences at both ends of the zygomatic arch and even in the relative expansion of the neurocranium between the parietal, occipital,

**FIGURE 4** Neighbor-joining phenogram based on the Procrustes distances between taxa derived from the dorsal (a) and ventral (b) datasets

**TABLE 4** Correct classification percentages and *p* values for the permutation tests (1,000 resampling repeats) of the DFA cross-validation of the Procrustes distances in the intertaxon analyses

Skullview	Procrustes distance permutation test	Cross-validation (%)	<i>p</i> -values
Dorsal	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. apereoides</i>	66–84	<0.001
	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. fosteri</i>	77–93	0.0010
	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. laurentius</i>	44–85	0.0290
	<i>T. apereoides</i> X <i>T. fosteri</i>	78–86	<0.001
	<i>T. apereoides</i> X <i>T. laurentius</i>	57–51	0.0120
	<i>T. fosteri</i> X <i>T. laurentius</i>	84–77	0.0010
Ventral	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. apereoides</i>	88–100	<0.001
	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. fosteri</i>	66–91	<0.001
	<i>T. aff. laurentius</i> X <i>T. laurentius</i>	66–82	0.0090
	<i>T. apereoides</i> X <i>T. fosteri</i>	90–93	<0.001
	<i>T. apereoides</i> X <i>T. laurentius</i>	80–83	<0.001
	<i>T. fosteri</i> X <i>T. laurentius</i>	93–83	<0.001

and the squamosal posterior process, and the suture between the squamosal, tympanic, and the post-tympanic mastoid process.

In ventral view, the most divergent pairing was *T. aff. laurentius* and *T. apereoides* (Figure 6). The skull of *T. aff. laurentius* has a relatively wide maxillary and basicranial/alispheoid region, and a relatively large foramen magnum compared with *T. apereoides*. The most similar cranial forms in the ventral view were between *T. aff. laurentius* and *T. laurentius*, where only a relative expansion of the tympanic and zygomatic arch regions of *T. aff. laurentius* was observed in relation to *T. laurentius*.

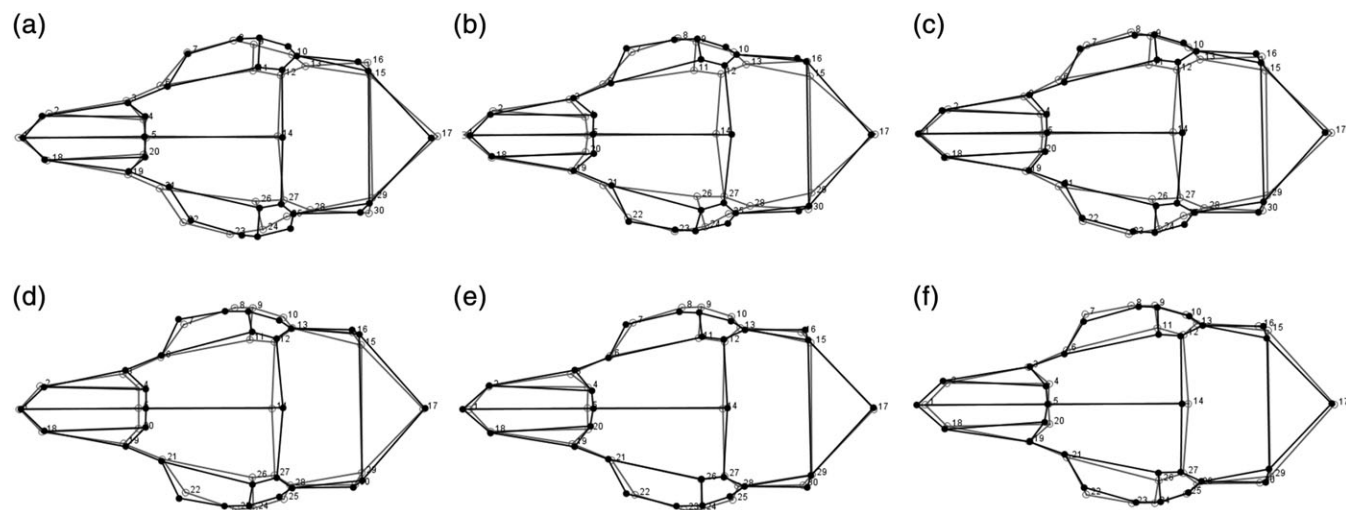
## 4 | DISCUSSION

We characterized morphological differences based on the geometric morphometrics of the skull of four *Thrichomys* lineages, for which

cytogenetic and genetic data are also available. Our study established a quantitative reference based on the morphological variation in well-separated allopatric localities, which identified significant cranial divergence among *T. apereoides*, *T. fosteri*, *T. laurentius*, and *T. aff. laurentius*.

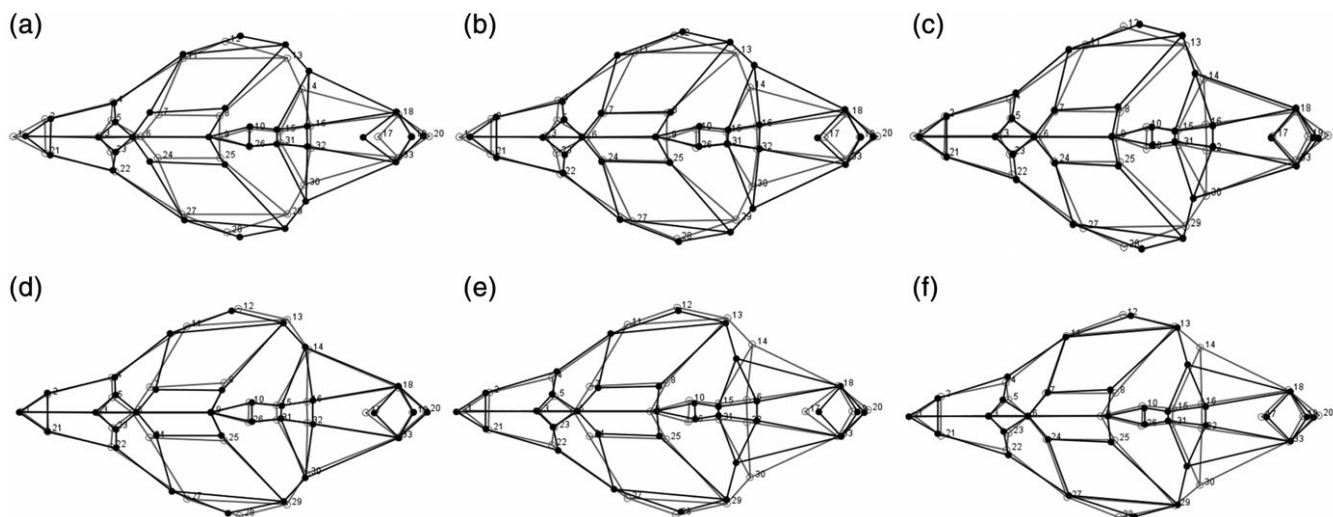
The variation in the shape of the premaxillary and incisive foramina, hamular processes, anterior limit of the mesopterygoid fossa, and the palate are all morphological traits used to discriminate *Thrichomys* species (Neves & Pessôa, 2011; Pessôa et al., 2015). The deformations represented by the wireframes in our analyses revealed significant variation in the incisive foramina and mesopterygoid fossae among *T. apereoides*, *T. fosteri*, *T. laurentius*, and *T. aff. laurentius*. In addition to these differences, there are changes in the zygomatic arch and infraorbital foramina, which are insertion points for the adduction muscles of the mandible. Pessôa et al. (2015) concluded that *T. fosteri* (i.e., *T. pachyurus*, sensu Pessôa et al., 2015) has the strongest skull. Our results indicated that this characteristic is due to a relatively wider opening of the incisive foramen, with wider angles, relative to the sagittal plane, a relatively longer and broader rostrum, and a more squarish braincase in comparison with *T. apereoides*, *T. laurentius*, and, to a lesser extent, to *T. aff. laurentius*. In the taxonomic units analysed, *T. aff. laurentius* had the incisive foramen with the narrowest opening.

We also observed minor variation in the supraorbital margin (Figure 5, Landmarks 8 and 15), which is always crested, and extends to the suture between the frontal and squamosal, in the width of the jugal (Figure 4, Landmarks 9 and 11), which presents transverse ridges and a pointed process in its lower portion, and in the vomer, which is always visible in the ventral view (Figure 5, Landmarks 9 and 11). Neves and Pessôa (2011) identified a pronounced constriction in the suture between the maxilla and premaxilla in the incisive foramen of *T. fosteri* (which they classified as *T. pachyurus*), while this structure is absent in *T. laurentius*. These authors also described the mesopterygoid fossa of *T. fosteri* as U-shaped and that of *T. laurentius* as V-shaped. Our results indicated that the U-shaped mesopterygoid fossa of *T. fosteri* is related to the laterally widened opening, while the



**FIGURE 5** Shape changes inferred from the results of the DFA for each pairwise comparison in the dorsal view. a: *T. aff. laurentius* vs. *T. apereoides*; b: *T. aff. laurentius* vs. *T. fosteri*; c: *T. aff. laurentius* vs. *T. laurentius*; d: *T. apereoides* vs. *T. fosteri*; e: *T. apereoides* vs. *T. laurentius*; f: *T. fosteri* vs. *T. laurentius*. The black line represents the first and the grey line, the second species. The scale factor was set at 2.0





**FIGURE 6** Shape changes inferred from the results of the DFA for each pairwise comparison in the ventral view. a: *T. aff. laurentius* vs. *T. apereoides*; b: *T. aff. laurentius* vs. *T. fosteri*; c: *T. aff. laurentius* vs. *T. laurentius*; d: *T. apereoides* vs. *T. fosteri*; e: *T. apereoides* vs. *T. laurentius*; f: *T. fosteri* vs. *T. laurentius*. The black line represents the first and the grey line, the second species. The scale factor was set at 2.0

V-shaped fossa of *T. laurentius* is related to a laterally narrowed opening (Figure 6, Landmarks 9, 10, and 26).

While a relative wealth of data is available on the morphology, cytogenetics, molecular phylogenetics, and phylogeography of *Thrichomys*, as well as its parasitology, physiology, and reproduction, the taxonomic diversity of the genus is still poorly understood and the subject of ample debate. The exact number of *Thrichomys* species is still unclear. A number of different arrangements have been proposed over the past few decades, but none has been considered conclusive.

The observations made by Nascimento et al. (2013) and Pessôa et al. (2015) use complementary datasets, but they are yet to be combined systematically in a taxonomic revision. While there is a degree of congruence in the taxonomic units, the principal discrepancies point to the presence of sympatric or allopatric taxa, which modifies profoundly the interpretation of the diversification process. This is especially important because few other taxa have this spatiotemporal pattern of diversification.

The most basal divergence within the genus was estimated to have occurred in the Late Miocene, which corresponds to an old mammalian lineage in the Neotropics (Rull, 2008), especially for small-sized mammals. Other lineages diverged in the Plio-Pleistocene (Nascimento et al., 2013; but see Vilela R do, 2010, for different estimates). According to Nascimento et al. (2013), *T. fosteri* diverged in the Late Miocene, *T. laurentius* diverged in the Late Pliocene, whereas *T. apereoides* and *T. aff. laurentius* diverged in the Early Pleistocene.

These sequences of diversification processes provide unique insights into the mechanisms of speciation, combining vicariance and dispersion, operating within those Neotropical biomes in the pre-Pleistocene. Inferences on the diversification of such biomes within this timeframe are still scarce (but see Almeida, Bonvicino, & Cordeiro-Estrela, 2007). The characterization of lineages or OTUs is an important first step towards the compilation of models of diversification for the genus *Thrichomys*.

While *Thrichomys* species share similar karyotypes, Nascimento et al. (2013) concluded that *T. laurentius* and *T. aff. laurentius*

constitute independent reciprocally monophyletic lineages. In addition, Vilela R do (2005) described a slight different karyotype ( $2n = 30$ , FN = 56) in specimens from southeastern Bahia, which formed a clade with *T. aff. laurentius*. Our results also indicate major differences in cranial shape and size between these taxa.

While Woods and Kilpatrick (2005) did not recognise *T. laurentius* as a valid species, Borodin et al. (2006) demonstrated that the male hybrids of *T. apereoides* with *T. laurentius* were not fertile, indicating postzygotic reproductive isolation. Our results also revealed morphological differences in the skulls of *T. apereoides*, *T. fosteri*, *T. laurentius*, and *T. aff. laurentius*, which further supports the recognition of *T. laurentius* as a valid species, given the role of the skull in mammalian systematics (Fernandes, Fornel, Cordeiro-Estrela, & de Freitas, 2009; Hanken & Thorogood, 1993; Voss, Marcus, & Escalante, 1990). The phylogenetic analyses of Nascimento et al. (2013) also indicate *T. aff. laurentius*, *T. apereoides*, and *T. laurentius* are relatively closely-related, with *T. fosteri* being more distantly related. This was supported by our analysis of the dorsal view, but not the ventral view of the specimens, although both views supported the separation of *T. aff. laurentius* and *T. laurentius*.

Pineda-Munoz and Alroy (2014) proposed a new set of criteria for the classification of the diets of terrestrial mammals, in which a species is a "generalist" when no one food item accounts for more than 50% of the diet, and a "specialist" when one item surpasses 50% of the diet. Other items that contribute 20–50% of food items are also used to classify the diet. Based on these criteria, the *Thrichomys* diets can be classified as insectivore, herbivore, granivore or frugivore, depending on the analysis (i.e., faecal samples, stomach contents), the species, biome, or season.

Punarés feed mainly on seeds, fruits, and cacti (Streilein, 1982), and are often classified as herbivore-frugivores (Mares, Ernest, & Gettinger, 1986), frugivore-herbivore grazers (Paglia et al., 2012), or frugivore-granivore-insectivores (Marinho-Filho, Rodrigues, & Juarez, 2002). Based on an analysis of faecal specimens, Lessa and Costa (2009) concluded that arthropods, in particular hymenopterans, are a

major source of nutrients for *T. apereoides* and that this species is an insectivore that also consumes fruits and other plant parts, in varying proportions, depending on the season.

As feeding habits vary over time and in space, and as the portion of the skull that undergoes the highest stress levels in rodents is the zygomatic arch (Cox et al., 2012; Cox, Kirkham, & Herrel, 2013), the morphological variation observed in this feature among the four taxonomic units analysed in the present study may be associated with differences in feeding habits. However, a recent study of *T. fosteri*, *T. laurentius*, and *T. aff. laurentius* under controlled laboratory conditions (Finotti et al., 2015) found no significant variation in feeding preferences that could be associated systematically with the conditions found in the different environments in which these taxa occur. The authors thus concluded that speciation in this genus is likely to be more closely related to vicariance than to ecological factors.

Given this evidence, we conclude that the variation in diet observed in different *Thrichomys* species does not reflect any specialized feeding behavior, but rather the adaptation of dietary generalists to a wide range of habitats distributed over a vast area of open vegetation, which is often unpredictable and sometimes inhospitable. In this case, some of the variation in cranial morphological, we observed in distinct populations of *Thrichomys* (e.g., expansion of the zygomatic arch) may be more closely related to epigenetic responses to the variation in resource availability, rather than evolutionary processes. Bandouk et al. (1996) provide an important insight here, with evidence that directional selection influences the phenotypes of a *Thrichomys laurentius* population from Bodocó, in the state of Pernambuco, as well as in other populations of both *Thrichomys laurentius* and *Thrichomys inermis*. Further studies, focusing on the phenotypic plasticity of *Thrichomys*, may provide a more conclusive understanding of these processes.

Finally, it is worth noting the importance of the contribution of the morphometric studies of the *Thrichomys* skull and jaw from around the turn of the century (Bandouk et al., 1996; Bandouk & Reis, 1995; dos Reis et al., 2002a, 2002b; Duarte et al., 2000; Monteiro et al., 1999, 2003). However, most of these studies focused on distribution gradients in a single species, which, as we now know, often involved two or more species.

This is the first morphometric study to approach *Thrichomys* as a nonmonospecific genus and was successful in demonstrating the different cranial forms between its species. Thus, validating previous studies and emphasizing the necessity of studying other species of this genus not contemplated here and the importance of Geometric Morphometrics in discriminating species.

## ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Nelio P. Barros and Rosana Juazeiro for technical support. We are also grateful to Dr. Cibele Rodrigues Bonvicino for granting access to the rodent specimens in the scientific collection she curates. This study was funded by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de

Janeiro (FAPERJ), Fundação Oswaldo Cruz (Fiocruz), and the Universidade do Estado do Rio de Janeiro UERJ Prociência Program.

## IN MEMORIAN

We dedicate this paper to the memory of Claudio Juan Bidau, our dear colleague and friend.

## AUTHOR'S CONTRIBUTIONS

JC carried out the acquisition of data; JC, LH, PCE, and RV carried out the analysis and interpretation of data; JC, LH, ORB, PCE, PSD, and RV drafted the manuscript; ORB conceived and coordinated the study. All authors read, commented on and approved the final version.

## ORCID

Jeiel G. Carvalhaes  <https://orcid.org/0000-0001-8313-6066>

Pedro Cordeiro-Estrela  <https://orcid.org/0000-0003-3383-571X>

Leandro S.L. Hohl  <https://orcid.org/0000-0002-8749-4706>

Roberto V. Vilela  <https://orcid.org/0000-0003-3275-2648>

Paulo S. D'Andrea  <https://orcid.org/0000-0001-7880-8761>

Oscar Rocha-Barbosa  <https://orcid.org/0000-0001-7838-2393>

## REFERENCES

- Almeida, F. C., Bonvicino, C. R., & Cordeiro-Estrela, P. (2007). Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 449–466.
- Anderson, S. (1997). Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231, 1–652.
- Bandouk, A. C., dos Reis, S. F., & Bordin, B. (1996). Cranial differentiation and evolution in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology*, 239, 65–71.
- Bandouk AC, dos Reis SF. 1995. Craniometric variation and subspecific differentiation in *Thrichomys apereoides* in northeastern Brazil (Rodentia, Echimyidae). *Zeitschrift Fur Saugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* 60:176–185.
- Basile, P. A. (2003). *Taxonomia de Thrichomys Trouessart, 1880 (Rodentia, Echimyidae)* (p. 158). Fac Filos Ciências e Let Ribeirão Preto Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo.
- Bonvicino, C. R., Otazu, I. B., & D'Andrea, P. S. (2002). Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Cytogenetic and Genome Research*, 97, 200–204.
- Borodin, P. M., Barreiros-Gomez, S. C., Zhelezova, A. I., Bonvicino, C. R., & D'Andrea, P. S. (2006). Reproductive isolation due to the genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Genome*, 49, 159–167.
- Braggio, E., & Bonvicino, C. R. (2004). Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, 85, 316–320.
- Cabrera AL. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur: Sirenia-Perissodactyla-Artiodactyla-Lagomorpha-Rodentia-Cetacea. *Rev del Mus Argentino Ciencias Nat "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas 4:v-xxii + 309–732.
- Cardini, A., & O'Higgins, P. (2005). Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in *Marmota* species (Rodentia, Sciuridae): Allometry and phylogeny. *Zoomorphology*, 124, 189–203.
- Carvalhaes, J. G., Santos, M. M., Novaes, R. L. M., Finotti, R., & Cerqueira, R. (2015). Water conservation ability of three species of the

- genus *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorpha). *Oecologia Aust*, 19, 89–101.
- Cox, P. G., Kirkham, J., & Herrel, A. (2013). Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus*, and the function of the zygomaticomandibularis muscle. *Peer J*, 1, e160.
- Cox, P. G., Rayfield, E. J., Fagan, M. J., Herrel, A., Pataky, T. C., & Jeffery, N. S. (2012). Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLoS One*, 7, e36299.
- D'Anatro, A., & Lessa, E. P. (2006). Geometric morphometric analysis of geographic variation in the Rio Negro tuco-tuco, *Ctenomys rionegrensis* (Rodentia: Ctenomyidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkd*, 71, 288–298.
- D'Elía, G., & Myers, P. (2014). On Paraguayan *Thrichomys* (Hystricognathi: Echimyidae): The distinctiveness of *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903. *Therya*, 5, 153–166.
- dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R., & Von Zuben, F. J. (2002a). Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy*, 83, 333–344.
- dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R., & Von Zuben, F. J. (2002b). Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy*, 83, 345–353.
- dos Reis, S. F., & Pessôa, L. M. (2004). *Thrichomys apereoides*. *Mammalian Species*, 741, 1–5.
- Duarte, L. C., Monteiro, L. R., Von Zuben, F. J., & dos Reis, S. F. (2000). Variation in mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Mammalia: Rodentia): Geometric analysis of a complex morphological structure. *Systematic Biology*, 49, 563–578.
- Duarte, L. C., Von Zuben, F. J., & dos Reis, S. F. (1998). Orthogonal projections and bootstrap resampling procedures in the study of infraspecific variation. *Genetics and Molecular Biology*, 21, 479–486.
- Fernandes, F. A., Fornel, R., Cordeiro-Estrela, P., & de Freitas, T. R. O. (2009). Intra- and interspecific skull variation in two sister species of the subterranean rodent genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae): Coupling geometric morphometrics and chromosomal polymorphism. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155, 220–237.
- Finotti, R., D'Andrea, P. S., Santos, M. M., Carvalhaes, J. G., Leonan, R., Souza, D. D. N., & Cerqueira, R. (2015). Diferenciação dos hábitos alimentares de três espécies do gênero *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae) através de experimento de preferência alimentar em laboratório. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozologia*, 74, 95–102.
- Galewski, T., Mauffrey, J.-F. F., Leite, Y. L. R., Patton, J. L., & Douzery, E. J. P. (2005). Ecomorphological diversification among south American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34, 601–615.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Hanken, J., & Thorogood, P. (1993). Evolution and development of the vertebrate skull: The role of pattern formation. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 9–15.
- Jolliffe, I. T. (2002). *Principal component analysis, second edition* (2nd ed., p. xxix+487). New York: Springer-Verlag.
- Klingenberg, C. P. (2011). Morpho J: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353–357.
- Klingenberg, C. P. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric Morphometrics: Concepts, methods, and applications. *Symmetry (Basel)*, 7, 843–934.
- Leal-mesquita ER, Fagundes V, Yonenaga-Yassuda Y, da Rocha PLB. 1993. Comparative cytogenetic studies of two karyomorphs of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Revista Brasileira de Genética* 16: 639–651.
- Lessa, L. G., & Costa, F. N. (2009). Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian Cerrado reserve. *Mastozologia Neotrop*, 16, 459–463.
- Lund, P. W. (1839). Blik paa Braziens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. Lagoa Santa, d. 16de. Novbr. 1837. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandling Copenhagen: Bianco Luno's bogtrykkeri*, 8, 61–144.
- Mares, M. A., Ernest, K. A., & Gettinger, D. D. (1986). Small mammals community structure and composition in the Cerrado province of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2, 301–325.
- Mares MA, Ojeda RA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in south American hystricognath rodents. In: Mares MA, Genoways HH, editors. *Mammalian biology in South America: A symposium held at the Pymatuning Laboratory of Ecology*, May 10–14, 1981. Linesville: Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh. p. 393–432.
- Marinho-Filho, J. S., Rodrigues, F. H. G., & Juarez, K. M. (2002). The Cerrado mammals: Diversity, ecology, and natural history. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna* New York Chichester (pp. 266–284). West Sussex: Columbia University Press.
- Monteiro, L. R., Duarte, L. C., & dos Reis, S. F. (2003). Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Zoology (London)*, 261, 47–57.
- Monteiro, L. R., Lessa, L. G., & Abe, A. S. (1999). Ontogenetic variation in skull shape of *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy*, 80, 102–111.
- Moojen, J. (1952). *Os roedores do Brasil* (p. 214). Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro.
- Nascimento, F. F., Lazar, A., Menezes, A. N., Durans da, M. A., Moreira, J. C., Salazar-Bravo, J., ... Bonvicino, C. R. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, 8, e61924.
- Neves, A. C. d. S. A., & Pessôa, L. M. (2011). Morphological distinction of species of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae) through ontogeny of cranial and dental characters. *Zootaxa*, 24, 15–24.
- Nicola, P. A., Monteiro, L. R., Pessôa, L. M., Von Zuben, F. J., Rohlf, F. J., & Dos Reis, S. F. (2003). Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 385–396.
- Paglia AP, da Fonseca GAB, Rylands AB, Herrmann G, de Aguiar LMS, Chiarello AG, Leite YLR, Costa LP, Siciliano S, Kierulff MCM, Mendes SL, Mittermeier RA, Patton JL. 2012. *Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil/annotated checklist of Brazilian mammals*. 2nd ed., Arlington, VA Occasional Papers in Conservation Biology 1–76
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Pessôa, L. M., Corrêa MM de, O., de Oliveira, J. A., & Lopes, M. O. G. (2004). Karyological and morphometric variation in the genus *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkd*, 69, 258–269.
- Pessôa, L. M., Tavares, W. C., Neves, A. C. d. S. A., & da Silva, A. L. G. (2015). Genus *Thrichomys*. In J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas, & G. D'Elía (Eds.), *Mammals of South America, Rodents* (Vol. 2, pp. 989–999). Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Pictet, F.-J. (1841). Seconde notice sur les animaux nouveaux ou peu connus de Musée de Genève. *Memórias de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève*, 10, 201–213.
- Pineda-Munoz, S., & Alroy, J. (2014). Dietary characterization of terrestrial mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 1173–1173.
- R Development Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rivera, G., & Claude, J. (2008). Environmental media and shape asymmetry: A case study on turtle shells. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94, 483–489.
- Rohlf, F. J. 2005. TpsDig, digitize landmarks and outlines. Version 2.05 [Computer program]. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

- Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40.
- Rull, V. (2008). Speciation timing and neotropical biodiversity: The tertiary–quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17, 2722–2729.
- Sikes, R. S., & Gannon, W. L. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92, 235–253.
- Sokal, R. R., & Sneath, P. H. A. (1963). *Principles of numerical taxonomy* (p. xvi+359). San Francisco and London: W. H. Freeman and Co.
- Streilein, K. E. (1982). Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga I. Climate and fauna composition. *Annals of the Carnegie Museum*, 51, 79–107.
- Teixeira, B. R., Roque, A. L. R., Barreiros-Gomez, S. C., Borodin, P. M., Jansen, A. M., & D'Andrea, P. S. (2005). Maintenance and breeding of *Thrichomys* (Trouessart, 1880) (Rodentia: Echimyidae) in captivity. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100, 527–530.
- Thomas, O. (1903). XXVI.— New species of *Oxymycterus*, *Thrichomys*, and *Ctenomys* from S. America. *Journal of Natural History Series 7*, 11, 226–229.
- Thomas, O. (1904). XXIX.— New forms of *Saimiri*, *Saccopteryx*, *Balantiopteryx*, and *Thrichomys* from the Neotropical region. *Journal of Natural History Series 7*, 13, 250–255.
- Trouessart, E.-L. (1880). Catalogue des mammifères vivants et fossiles: Rongeurs. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques d'Angers*, 10, 105–212.
- Vilela R do V. 2005. Estudos em roedores da família Echimyidae, com abordagens em sistemática molecular, citogenética e biogeografia. Dep Biol Inst Biociências São Paulo, Universidade de São Paulo. p. vi+123.
- Vilela R do V. 2010. Roedores e biomas neotropicais: Estudos evolutivos e comparativos. Dep Biol Inst Biociências São Paulo, Biblioteca Digital de Teses e Dissertações da USP. p. 113. <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41131/tde-10052011-151851/pt-br.php>
- Vilela R do V, Machado T, Yonenaga-Yassuda Y. 2008. How many species of *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae) are there? In: *Chromosome research - 18th international colloquium on animal cytogenetics and gene mapping (18th ICACGM)* Bucharest, Romania: Springer. 1048.
- Voss, R. S., Marcus, L. F., & Escalante, P. P. (1990). Morphological evolution in Muroid rodents I. Conservative patterns of Craniometric covariance and their ontogenetic basis in the Neotropical genus *Zygodontomys*. *Evolution (N Y)*, 44, 1568.
- Wagner, A. (1845). Diagnosen einiger neuen Arten von Nagern und Handflüglern. *Archiv für Naturgeschichte* 11, 145–149.
- Woods, C. A., & Kilpatrick, C. W. (2005). Infraorder Hystricognathi Brandt, 1855. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference* (3rd ed., pp. 1538–1600). Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

## SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

**How to cite this article:** Carvalhaes JG, Cordeiro-Estrela P, Hohl LSL, Vilela RV, D'Andrea PS, Rocha-Barbosa O. Variation in the skull morphometry of four taxonomic units of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae), from different Neotropical biomes. *Journal of Morphology*. 2019;280:436–445. <https://doi.org/10.1002/jmor.20955>





# Echimyid rodents in Brazilian zoological collections and the importance of preserving postcranial structures

Jeiel Gabrir Carvalhaes<sup>1</sup>, Paulo Sergio D'Andrea<sup>1</sup>, Roberto do Val Vilela<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup> Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

\* Corresponding author: roberto.vilela@ioc.fiocruz.br

**Abstract:** This essay was inspired by a peculiar situation. In the context of a larger work, which would not be within the scope of this special volume by the BJM, on Neotropical Mammals in Zoological Collections, we visited five Brazilian collections housing echimyid rodents to conduct a study relating scapula and humerus morphometry with locomotor habits. During our visits, we found a large number of specimens with absent post-cranium or in a poor state of conservation, compromising our sampling and hindering our work. As a result, we observed that the scapulae accounted for only 36% and the humeri for only 34% of the total skulls present in the surveyed mammal collections. We, therefore, advert all fellow zoologists to the importance of preserving postcranial structures for deposit in zoological collections.

**Keywords:** Biodiversity; Museums; Neotropical; Postcranium; Rodentia.

**RESUMO:** Roedores equimiídeos em coleções zoológicas brasileiras e a importância da preservação das estruturas pós-cranianas. Este ensaio foi inspirado por uma situação peculiar. No contexto de um trabalho maior, que não estaria no escopo deste volume especial do BJM, sobre Mamíferos Neotropicais em Coleções Zoológicas, visitamos cinco coleções brasileiras que abrigam roedores equimiídeos para realizar um estudo relacionando a morfometria da escápula e do úmero com os hábitos locomotores. Durante nossas visitas, encontramos grande número de exemplares com pós-crânio ausente ou em mau estado de conservação, comprometendo nossa amostragem e dificultando nosso trabalho. Como resultado, observamos que as escápulas representaram apenas 36% e os úmeros apenas 34% do total de crânios presentes nas coleções de mamíferos pesquisadas. Portanto, alertamos todos os colegas zoológicos para a importância de preservar as estruturas pós-cranianas para depósito em coleções zoológicas.

**Palavras-Chave:** Biodiversidade; Museus; Neotropical; Pós-crânio; Rodentia.

## The scientific collections

Scientific collections are fundamental for new taxa description since, to define a taxon and establish a name, the type specimen must be deposited in one of such institutions. These specimens link the name of the species and are also essential as tools for studies of biodiversity surveys, so that they help in the identification, based on the comparison between individuals collected in the field and those deposited in properly organized and structured scientific collections (Papavero, 1994).

Vertebrate collections are the largest and most complete databases of basic data and metadata on marine, estuarine, freshwater, and terrestrial fauna (Prudente *et al.*, 2005). Additionally, with the advent of the molecular revolution, the collections came to represent genetic banks where tissue samples, essential for molecular biology and biotechnology studies, can be stored (Prudente *et al.*, 2005).

In the last 15 years, there has been an increase in the rate of new vertebrate species descriptions, indicating that there has been an advance in specialized human resources, such as taxonomists and active systematists

(Sousa, 2018). However, these data indicate that there is still a gap in the knowledge of the vertebrate fauna in Brazil (Percequillo & Gregorin, 2021; Sousa, 2018; Zaher & Young, 2003).

## The mammal collections

It is estimated that there are about 26 million specimens among vertebrates and invertebrates deposited in Brazilian collections, thus being the largest Neotropical collection in the world. Brazil has the greatest vertebrate biodiversity in the world, with approximately 9 thousand species (ICMBio & MMA, 2018), of which 762 are mammals (Abreu-Jr *et al.*, 2021).

The historical lack of initiative in maintaining a national register of scientific collections had made it extremely difficult to draw an effective overview of the situation of Brazilian collections (Zaher & Young, 2003). There have been several efforts for the registration of biological collections, such as SISBBR (<https://www.sibbr.gov.br>) and SISGEN, or portals for data availability managed by the researchers themselves, such as SpeciesLink



**Table 1:** The number of specimens observed for skull, scapula, and humerus, of each echimyid genus, in each collection visited

	LABPMR	MN/UFRJ	MPEG	MZUSP	UFPB	Total
<i>Callistomys</i>		1		1		2
<i>Carterodon</i>		2				2
<i>Clyomys</i>	38	36		12	5	91
<i>Dactylomys</i>	3	4	5	9		21
<i>Echimys</i>		1	6	3	10	20
<i>Euryzgomatomys</i>		22		31		53
<i>Isothrix</i>		7	10	5	1	23
<i>Kannabateomys</i>	2	19		25		46
<i>Lonchothrix</i>		2	4	2	1	9
<i>Makalata</i>	1	24	1	19	16	61
<i>Mesomys</i>	14	4	27		3	48
<i>Myocastor</i>		6	4	2		12
<i>Phyllomys</i>		140	16	34	1	191
<i>Proechimys</i>	160	384	276	72	52	944
<i>Thrichomys</i>	67	176	1	24	83	351
<i>Toromys</i>		17		14		31
<i>Trinomys</i>	34	412		70	1	517
<b>TOTAL</b>	<b>319</b>	<b>1257</b>	<b>350</b>	<b>323</b>	<b>173</b>	<b>2422</b>

**Note:** LABPMR: Laboratory of Biology and Parasitology of Reservoir Wild Mammals (IOC/Fiocruz); MN/UFRJ: National Museum of the Federal University of Rio de Janeiro; MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi; UFPB: Federal University of Paraíba; and MZUSP: Museum of Zoology of the University of São Paulo; Numbers do not account for all specimens in the collections.

and Taxonline Network. There have also been some setbacks, such as the revocation of the chamber that discussed in the National Biodiversity Commission (CONABIO), the National Policy on Biological Collections (CONABIO Deliberation No. 64, of May 29, 2018).

In Brazil, there are currently three large collections dedicated to mammals, which are associated with three natural history museums, namely: Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), and Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). These three institutions house large and representative collections with a structure that is fully adequate for their functioning (Prudente *et al.*, 2005). There are also smaller collections such as the mammal collection of the Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios do Instituto Oswaldo Cruz (IOC/FIOCRUZ) and some linked to (mainly) public universities, such as the Coleção de Mamíferos do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da (UFPB), these two were chosen because they are known for also preserving the post-skull of their specimens. We visited the mammal collections of all the institutions cited above in the context of a broader work to capture digital images of skull, scapula, and humerus of echimyids (Table 1), and listed all the specimens observed (Appendix S1).

### The Family Echimyidae

Belonging to the rodent suborder Hystricognathi, the parvorder Caviomorpha includes 246 species (Ojeda *et al.*, 2015). Although comprising only a tenth of all

living rodent species, caviomorphs exhibit a high anatomical and ecological diversity, divided into nine families (Courcelle *et al.*, 2019; Patton *et al.*, 2015; Upham & Patterson, 2015). Among all hystricognath rodents, the family Echimyidae is the most taxonomically, ecologically, and morphologically diverse and has fossils recognized from the Oligocene in Bolivia, about 25.6 million years ago (Kay *et al.*, 1998; Vucetich *et al.*, 1999). This group exhibits great diversity of behavioral, habitat, morphological, physiological, and reproductive strategies (Carvalhoes *et al.*, 2015; Emmons *et al.*, 2015; Fabre *et al.*, 2013; Galewski *et al.*, 2005; Mares & Ojeda, 1982; Netto & Tavares, 2021; Streilein, 1982a, 1982b, 1982c).

The family Echimyidae encompass the most specialized forms, including strikingly different habits, such as arboreal (genera *Callistomys* Emmons & Vucetich, 1998; *Dactylomys* Geoffroy St.-Hilaire, 1838; *Diplomys* Thomas, 1916; *Echimys* Cuvier, 1809; *Isothrix* Wagner, 1845; *Kannabateomys* Jentink, 1891; *Lonchothrix* Thomas, 1920; *Makalata* Husson, 1978; *Mesomys* Wagner, 1845; *Olallamys* Emmons, 1988; *Pattonomys* Emmons, 2005; *Phyllomys* Lund, 1839; *Santamartamys* Emmons, 2005; and *Toromys* lack-Ximenes, de Vivo & Percequillo 2005), terrestrial (genera *Hoplomys* Allen, 1908; *Thrichomys* Trouessart, 1880; *Trinomys* Thomas, 1921; and *Proechimys* Allen, 1899), semiaquatic (genus *Myocastor* Kerr, 1792), and semifossorial (genera *Carterodon* Waterhouse, 1848; *Clyomys* Thomas, 1916; and *Euryzgomatomys* Goeldi, 1901) (Elissamburu & Vizcaino, 2004; Fabre *et al.*, 2013; Galewski *et al.*, 2005).

The taxonomy of echimyids is confusing and, despite several important revisions of specific groups (*e.g.*, Braggio & Bonvicino, 2004; Emmons, 2005; Emmons *et al.*, 2015; Emmons & Fabre, 2018; Lara & Patton, 2000; Leite, 2003; Nascimento *et al.*, 2013; Patton *et al.*, 2000; Tavares & Pessôa, 2010), large gaps in systematic studies remain, especially at intrageneric levels (Loss, 2014). Although three living Echimyidae subfamilies are traditionally recognized: Eumysopinae, Echimyinae, and Dactylomyinae (Woods & Kilpatrick, 2005), phylogenetic studies with both molecular and morphological data do not recover the first two subfamilies as monophyletic (Álvarez *et al.*, 2017; Courcelle *et al.*, 2019; Emmons, 2005; Olivares & Verzi, 2014; Verzi *et al.*, 2015). Moreover, other caviomorph genera traditionally allocated to their own families, such as Myocastoridae and Capromyidae, have been recovered within the family Echimyidae (Courcelle *et al.*, 2019; Fabre *et al.*, 2013; Galewski *et al.*, 2005).

Several studies on locomotion in rodents have been carried out to characterize the phenotypic changes present in gait (Bellardita & Kiehn, 2015), speed (Batka *et al.*, 2014), and muscle strength among young and adult rodents (Horner *et al.*, 2011), as well as of different locomotor habits: arboreal (Schmidt & Ficher, 2010; Upham *et al.*, 2013), terrestrial (Weisbecker & Schmidt, 2007), scansorial (Morgan & Álvarez, 2013), semi-fossorial, and fossorial (Fernández, 2000; Steiner-Souza *et al.*, 2010). Some studies use rodent locomotion as tools for understanding diseases such as Huntington's,

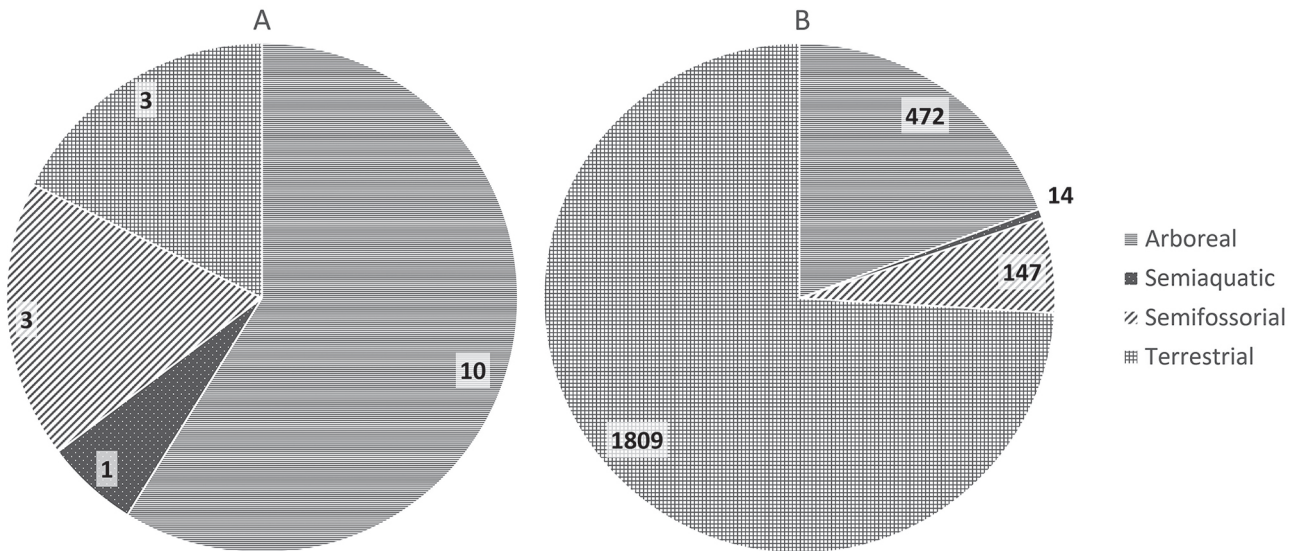


Figure 1: A. The number of echimyid genera observed for each locomotor habit. B. The number of specimens observed for each locomotor habit.

amyotrophic lateral sclerosis, and Parkinson's (Geldenhuis *et al.*, 2015; Hampton & Amende, 2009; Mancuso *et al.*, 2009) and the genes involved in these alterations (Bothe *et al.*, 2004; Crone *et al.*, 2009).

The ecomorphological diversity of hystricognath rodents is particularly interesting for comparative studies exploring interactions between functionality and evolutionary trends in the skull and throughout the postcranial region. Despite this diversity, the appendicular skeleton is conserved in rodents and does not show a clear change in the shape of long bones or digit reduction, as seen in artiodactyls and perissodactyls (Elissamburu & Vizcaíno, 2004). Thus, the importance of understanding the ecomorphological habits of rodents, associated with molecular and morphological data, in a phylogenetic context (Galewski *et al.*, 2005; Morgan & Álvarez, 2013; Tavares & Pessôa, 2020). However, there is a great disparity of representativeness of different locomotor habits of echimyids in scientific collections. Although most echimyid genera are arboreal, terrestrial echimyids are numerically more represented (Figure 1).

### The importance of postcranial structures

The lack of postcranial structures is noticeable compared to cranial structures in vertebrate zoological collections. This is mainly due to the greater interest given to cranial structures. This issue is visible in all works carried out with postcranial structures (Candela & Picasso, 2008; Ejzykowicz, 2011; Weisbecker & Schmid, 2007). We presume that postcranial skeletons are scarce in collections due to past methods, that preserved only the skull and taxidermized skin of animals, as these two structures were understood to be sufficient for taxonomic studies, in addition to occupying less space in drawers and being more easily preserved.

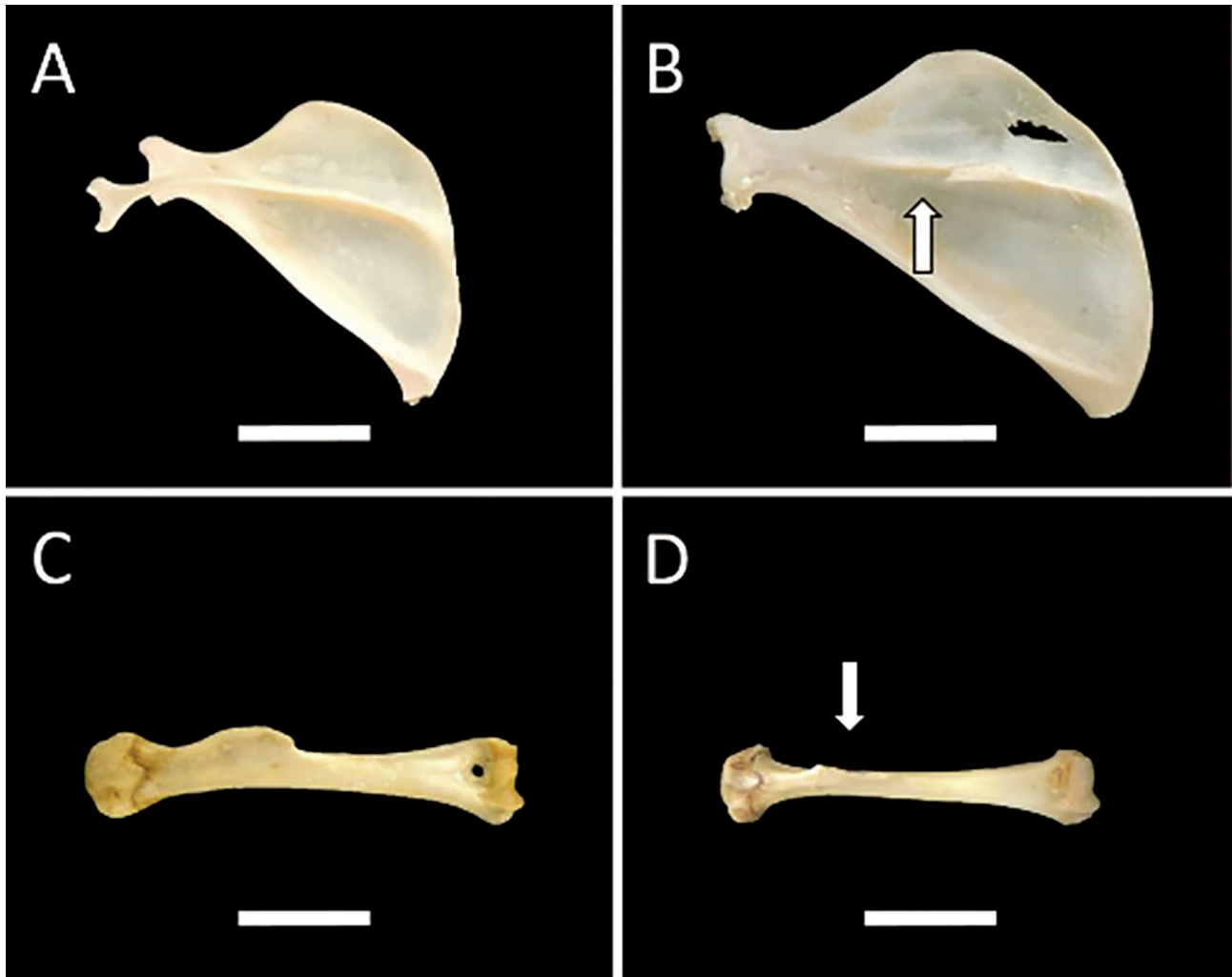
Information is scarce due to rare skeletons in museum collections (Weisbecker & Schmid, 2007), as the presence of such structures helps to elucidate problems such as pattern and progression of growth in skeletal

maturation (Rissech & Black, 2007). There are still some structures, such as the scapula, which have both dermal and endochondral elements (Hubler *et al.*, 2010), which hold promise for clarifying taxonomic uncertainties (Ejzykowicz, 2011; Rissech & Black, 2007).

Candela and Picasso (2008), already warned of the lack of functional studies with postcranial structures, and those already carried out explored only taxa of a certain suborder (Elissamburu & Vizcaíno, 2004; Rocha-Barbosa *et al.*, 2005). Concerning echimyids, which in turn exhibit a much greater diversity of species than the other caviomorph families, this family should have a much larger postcranial sampling. However, for some genera, for example, *Echimyis* and *Toromys*, these structures are absent, hindering interspecific and intraspecific morphological studies involving these genera, as well as the family Echimyidae as a whole.

Some collections can improve access to general data on rodents that are archived as spreadsheets. And in some collections, in addition to not being accessible over the internet, their databases lack important data related to deposited specimens, such as biometric data, sex, and gazetteers of specimens. Another difficulty that could be observed is the poor condition of conservation in which some structures are found, especially the scapulae and humeri that were often broken (Figure 2) or with the presence of muscle tissue still attached, occasionally making them unusable.

This essay aimed to stimulate discussion about a problem that emerged during a larger study, which would not be within the scope of this special volume by the BJM, on Neotropical Mammals in Zoological Collections. For this sole purpose, we tried to quantify and characterize the collections we visited with a focus on postcranial structures of Brazilian echimyids. With this, we would like to draw the attention of curators to the need to disclose more information about the "type of preparation" of the specimens. Even in collections that already have this information, much of the post-skull is as "partial skeleton" in their databases, which may be a single vertebra and not have humeri or scapulae for



**Figure 2:** Postcranial structures observed during our museum visits. A) MPEG 28358 *Proechimys brevicauda* scapula; B) MPEG 12757 *Trinomys* sp. scapula, arrow indicates broken scapula spine; C) LBCE 13460 *Proechimys roberti* humerus; D) MZUSP 28378 *Trinomys iheringi* humerus, arrow indicates broken deltoid tuberosity.

some specimens. We suggest the adoption of new curation standards, such as improving the indication of the type of preparation, etc.

Searching into the CAPES publications portal (<https://www-periodicos-capes-gov-br.ezl.periodicos.capes.gov.br>) (accessed 11.23.21), we found 961 general articles on caviomorphs, published from 1970 to 2021. Most papers focused on evolution (64%), morphology (63%), ecology (50%), behavior (45%), genetics (44%), and phylogeny (43%) of caviomorphs (Appendix S2). The same search into the PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov>) (accessed 11.23.21) resulted in 85 articles on Caviomorpha. Similarly, most papers focused on skull (58%), evolution (56%), morphology (47%), phylogeny (40%), behavior (38%), and genetics (36%) of caviomorphs (Appendix S2). Authorships in these studies are mostly collaborations between South American researchers from different centers on the continent, without an impressive contribution from North American or global authors. We found a considerable disparity in availability between cranial and postcranial structures (Table 2). Based on the samples found in the collections that we visited, it was possible to infer that this disparity is, in part, due to a lack of specimens with the complete

skeleton. When a specimen is prepared for “total/complete skeleton”, it means that for the most part, internal organs, musculature, and feet/pads and the skin of the

**Table 2:** The number of samples of structures in good condition (skull, scapula, and humerus), observed for each echimyid genus, in all collections visited, showing the bias towards the skull.

	SKULL	SCAPULA	HUMERUS
<i>Callistomys</i>	2	1	1
<i>Carterodon</i>	0	1	1
<i>Clyomys</i>	86	43	41
<i>Dactylomys</i>	16	3	5
<i>Echimyus</i>	18	0	0
<i>Euryzgomatomys</i>	39	3	6
<i>Isothrix</i>	14	4	3
<i>Kannabateomys</i>	43	6	6
<i>Lonchothrix</i>	8	1	1
<i>Makalata</i>	49	3	5
<i>Mesomys</i>	44	14	14
<i>Myocastor</i>	9	2	2
<i>Phyllomys</i>	138	4	4
<i>Proechimys</i>	878	264	260
<i>Thrichomys</i>	331	230	233
<i>Toromys</i>	28	0	0
<i>Trinomys</i>	495	209	170
<b>TOTAL</b>	<b>2198</b>	<b>788</b>	<b>752</b>





digits will be lost. This makes other studies such as CT scan, stomach content analysis, endoparasites, etc. unfeasible. There is always a trade-off, and a percentage of individuals, including both sexes, should be kept for this preparation. We would like, thus, to emphasize the urgent need for greater and more careful preservation of post-skull in vertebrate zoological collections.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the curators and staff of the collections visited, for granting us access to the collections they are responsible for. We are particularly indebted to Dr. Alexandra Bezerra of the MPEG, Dr. Cibele Bonvicino of the LABPMR, Dr. João Alves de Oliveira of the MN/UFRJ, Dr. Juliana Gualda of the MZUSP, and Dr. Pedro Cordeiro Estrela of the UFPB.

## REFERENCES

- Abreu-Jr. EF de, Casali DM, Garbino GST, Libardi GS, Loretto D, Loss AC, Marmontel M, Nascimento MC do, Oliveira ML de, Pavan SE, Tirelli FP. 2021. Lista de Mamíferos do Brasil, versão 2021-1 (Abril) [WWW Document]. Comitê de Taxonomia da Sociedade Brasileira de Mastozoologia. <http://www.sbmz.org/mamiferos-do-brasil>. Accessed August 30, 2021.
- Álvarez A, Arévalo RLM, Verzi DH. 2017. Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*. 121, 907-922. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx026>.
- Batka RJ, Brown TJ, Mcmillan KP, Meadows RM, Jones KJ, Haulcomb MM. 2014. The Need for Speed in Rodent Locomotion Analyses. *The Anatomical Record*. 297, 1839-1864. <https://doi.org/10.1002/ar.22955>.
- Bellardita C, K Kiehn O. 2015. Phenotypic Characterization of Speed-Associated Gait Changes in Mice Reveals Modular Organization of Locomotor Networks. *Current Biology*. 25, 1426-1436. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.005>.
- Bothe GWM, Bolivar VJ, Vedder MJ, Geistfeld JG. 2004. Genetic and behavioral differences among five inbred mouse strains commonly used in the production of transgenic and knockout mice. *Genes, Brain and Behavior*. 3, 149-157. <https://doi.org/10.1111/j.1601-183x.2004.00064.x>.
- Braggio E, Bonvicino CR. 2004. Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Journal of Mammalogy*. 85, 316-320. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2004\)085<0316:MDITGT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0316:MDITGT>2.0.CO;2).
- Candela AM, Picasso MJB. 2008. Functional anatomy of the limbs of erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): Indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology*. 269, 552-593. <https://doi.org/10.1002/jmor.10606>.
- Carvalhoes JG, Santos MM, Novaes RLM, Finotti R, Cerqueira R. 2015. Water conservation ability of three species of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorpha). *Oecologia Australis*. 19, 89-101. <https://doi.org/10.4257/oeco.2015.1901.06>.
- Courcelle M, Tilak M-K, Leite YLR, Douzery EJP, Fabre P-H. 2019. Digging for the spiny rat and hutia phylogeny using a gene capture approach, with the description of a new mammal subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 136, 241-253. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.007>.
- Crone SA, Zhong G, Harris-Warrick R, Sharma K. 2009. In Mice Lacking V2a Interneurons, Gait Depends on Speed of Locomotion. *The Journal of Neuroscience*. 29, 7098-7109. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1206-09.2009>.
- Ejzykowicz I. 2011. Estudo da variação ontogenética na escápula de *Thrichomys inermis* (pictet, 1843) e *Thrichomys pachyurus* (Wagner, 1845) (Rodentia: Echimyidae). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Elissamburu A, Vizcaíno SF. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*. 262, 145-159. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004485>.
- Emmons LH. 2005. Revision of the Genera of Arboreal Echimyidae (Rodentia: Echimyidae, Echimyinae), with Descriptions of Two New Genera. Pp. 247-309, In: Lacey EA, Myers P. (Eds.), *Mammalian Diversification: From Chromosomes to Phylogeography*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- Emmons LH, Fabre P. 2018. A Review of the *Pattonomys/Toromys* Clade (Rodentia: Echimyidae), with Descriptions of a New *Toromys* Species and a New Genus. *American Museum Novitates*. 3894, 1-52. <https://doi.org/10.1206/3894.1>.
- Emmons LH, Leite YLR, Patton JL. 2015. Family Echimyidae Gray, 1825. Pp. 877-1022, In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elia G (Eds.), *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Fabre P, Galewski T, Tilak M, Douzery EJP. 2013. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zoologica Scripta*. 42, 117-134. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00572.x>.
- Fernández M. 2000. Functional morphology and palaeobiology of the pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71, 71-90. <https://doi.org/10.1006/bjil.1999.0416>.
- Galewski T, Mauffrey J-FF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics Evolution*. 34, 601-615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.11.015>.
- Geldenhuys WJ, Guseman TL, Pienaar IS, Dluzen DE, Young JW. 2015. A novel biomechanical analysis of gait changes in the MPTP mouse model of Parkinson's disease. *PeerJ* 3, e1175. <https://doi.org/10.7717/peerj.1175>.
- Hampton TG, Amende I. 2009. Treadmill Gait Analysis Characterizes Gait Alterations in Parkinson's Disease and Amyotrophic Lateral Sclerosis Mouse Models. *Journal of Motor Behavior*. 42, 1-4. <https://doi.org/10.1080/00222890903272025>.
- Horner AM, Russ DW, Biknevicius AR. 2011. Effects of early-stage aging on locomotor dynamics and hindlimb muscle force production in the rat. *Journal of Experimental Biology*. 214, 3588-3595. <https://doi.org/10.1242/jeb.055087>.
- Hubler M, Niswander LA, Peters J, Sears KE. 2010. The developmental reduction of the marsupial coracoid: A case study in *Monodelphis domestica*. *Journal of Morphology*. 271, NA-NA. <https://doi.org/10.1002/jmor.10832>.
- ICMBio ICM de C da B, MMA M do MA. 2018. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume II – Mamíferos. Livro Vermelho da Fauna Bras. Ameaçada Extinção II, 622.
- Kay RF, Macfadden BJ, Madden RH, Sandeman H, Anaya F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Deseadan South American Land Mammal "Age". *Journal of Vertebrate Paleontology*. 18, 189-199. <https://doi.org/10.1080/0724634.1998.10011043>.
- Lara MC, Patton JL. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 130, 661-686. <https://doi.org/10.1006/zjls.2000.0240>.
- Leite YLR. 2003. Evolution and Systematics of the Atlantic Tree Rats, Genus *Phyllomys* (Rodentia, Echimyidae), with Description of Two New Species, University of California Publications in Zoology. University of California Press, Berkeley.
- Loss AC. 2014. Filogenia e Evolução de Roedores Echimyidae na Mata Atlântica. Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória.
- Mancuso R, Oliván S, Osta R, Navarro X. 2011. Evolution of gait abnormalities in SOD1G93A transgenic mice. *Brain Research*. 1406, 65-73. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.06.033>.
- Mares MA, Ojeda RA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. Pp. 393-432 In: Mares, MA, Genoways, H.H. (Eds.), *Mammalian Biology in South America: A Symposium Held at the Pymatuning Laboratory of Ecology*, May 10-14, 1981. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- Morgan CC, Álvarez A. 2013. The humerus of South American caviomorph rodents: Shape, function and size in a phylogenetic



- context. *Journal of Zoology*. 290, 107-116. <https://doi.org/10.1111/jzo.12017>.
- Nascimento FF do, Lazar A, Menezes AN, Durans A da M, Moreira JC, Salazar-Bravo JA, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2013. The Role of Historical Barriers in the Diversification Processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene Using an Ancient Rodent Lineage as a Model. *PLoS One* 8, e61924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061924>.
- Netto TFDS, Tavares WC. 2021. Historical, allometric and ecological effects on the shape of the lumbar vertebrae of spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 132, 789-810. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa231>.
- Ojeda RA, Novillo A, Ojeda AA. 2015. Large-scale richness patterns, biogeography and ecological diversification in caviomorph rodents. Pp. 121-138, In: Vassallo AI, Antenucci D. (Eds.), *Biology of caviomorph rodents: Diversity and Evolution*.
- Olivares AI, Verzi DH. 2014. Systematics, phylogeny and evolutionary pattern of the hystricognath rodent *Eumysops* (Echimyidae) from the Plio-Pleistocene of southern South America. *Historical Biology*. 27, 1042-1061. <https://doi.org/10.1080/08912963.2014.929672>.
- Papavero N, 1994. *Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura*, 2. ed. rev. e ampl. ed. Ed. UNESP.
- Patton JL, da Silva MNF, Malcolm JR. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1-306. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2000\)244<0001:MOTRJA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2000)244<0001:MOTRJA>2.0.CO;2).
- Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G, 2015. *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Percequillo AR, Gregorin R. 2021. *Mammalia in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil*. PNUD. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/64>. Accessed July 27, 2021.
- Prudente AL da C, Wosiack WB, dos Reis RE, Peixoto OL, Zaher HE-D, Aleixo A, Straube FC, Percequillo AR. 2005. *Coleções Brasileiras de Vertebrados: estado-da-arte e perspectivas para os próximos dez anos, Projeto: Diretrizes e Estratégias para a Modernização de Coleções Biológicas Brasileiras e a Consolidação de Sistemas Integrados de Informações sobre Biodiversidade*. CGEE, Centro de Gestão e Estudos Estratégicos Ciência, Tecnologia e Inovação, Belém.
- Rissech C, Black S. 2007. Scapular development from the neonatal period to skeletal maturity: A preliminary study. *International Journal of Osteoarchaeology*. 17, 451-464. <https://doi.org/10.1002/oa.890>.
- Rocha-Barbosa O, De Castro Loguercio MF, Renous S, Gasc J-P. 2005. Limb joints kinematics and their relation to increasing speed in the guinea pig *Cavia porcellus* (Mammalia: Rodentia). *Journal of Zoology*. 266, 293-305. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006928>.
- Schmidt A, Fischer MS. 2010. Arboreal locomotion in rats – the challenge of maintaining stability. *Journal of Experimental Biology*. 213, 3615-3624. <https://doi.org/10.1242/jeb.045278>.
- Sousa EPB de. 2018. *Acervos científicos brasileiros de vertebrados: uma análise crítica no atual contexto de conservação da biodiversidade*. Universidade Federal do Tocantins, Palmas.
- Steiner-Souza F, de Freitas TRO, Cordeiro-Estrel, P, 2010. Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 353-367. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01400.x>.
- Streilein KE. 1982a. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. III. Reproductive biology and population ecology. *Annals of Carnegie Museum*. 51, 251-269.
- Streilein KE. 1982b. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. V. Agonistic behaviour and overview. *Annals of Carnegie Museum*. 51, 345-369.
- Streilein KE. 1982c. The ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. II. Water relations. *Annals of Carnegie Museum*. 51, 109-126.
- Tavares WC, Pessôa LM. 2020. Effects of size, phylogeny and locomotor habits on the pelvic and femoral morphology of South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 131, 835-869. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa150>.
- Tavares WC, Pessôa LM. 2010. *Variação Morfológica em Populações de Trinomys (Thomas, 1921) de Restingas e Matas de Baixada no Estado do Rio de Janeiro*. Pp. 128-154. In: Pessôa LM, Tavares WC, Siciliano S. (Eds.), *Mamíferos de Restingas e Manguezais Do Brasil*. Sociedade Brasileira de Mastozoologia – SBMZ, Rio de Janeiro, RJ.
- Upham NS, Ojala-Barbour R, Brito MJ, Velasco PM, Patterson BD. 2013. Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. *BMC Evolutionary Biology*. 13, 191. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-191>.
- Upham NS, Patterson BD. 2015. Evolution of caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree for living genera. Pp. Biol. 63-120, In: Vassallo AI, Antenucci D. (Eds.), *Biology of caviomorph rodents: Diversity and Evolution*.
- Verzi DH, Morgan CC, Olivares AI. 2015. The history of South American octodontoid rodents and its contribution to evolutionary generalisations. Pp. 139-163, In: Cox, P.G., Hautier, L. (Eds.), *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vucetich MG, Verzi DH, Hartenberger J-L. 1999. Review and analysis of the radiation of the South American Hystricognathi (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus l'Académie des Sci. – Ser. IIA – Earth Planetary Science Letters*. 329, 763-769. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)88497-9](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)88497-9).
- Weisbecker V, Schmid S. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mammalian Biological. – Zeitschrift für Säugetierkd.* 72, 27-44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.03.005>.
- Woods CA, Kilpatrick CW. 2005. *Infraorder Hystricognathi* Brandt, 1855. Pp. 1538-1600, In: Wilson DE, Reeder DM. (Eds.), *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Md.
- Zaher HE-D, Young PS. 2003. *As coleções zoológicas brasileiras: panorama e desafios*. *Ciência e Cultura*. 55, 24-26.

Submetido em: 25/agosto/2021

Aceito em: 31/dezembro/2021

### Supplementary Information Online

**Appendix S1:** List containing repository, collection id, genus, species, condition of structures (skull, scapula, and humerus), sex, locality, municipality, state, and country of all the specimens observed in the collections that we visited. D: damaged; NA: not available; X: good condition.

**Appendix S2:** Results of search queries into CAPES publications portal ([https://www-periodicos-capes.gov-br.ez1.periodicos.capes.gov.br](https://www-periodicos-capes.gov.br.ez1.periodicos.capes.gov.br)) (accessed 11.23.21) and PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov>) (accessed 11.23.21) for “Caviomorpha” and other keywords.



# The Mammal Collection of the Laboratory of Biology and Parasitology of Reservoir Wild Mammals – Oswaldo Cruz Foundation

Paulo Sérgio D'Andrea<sup>1</sup>, Bernardo Rodrigues Teixeira<sup>1\*</sup>, Jonathan Gonçalves-Oliveira<sup>3</sup>, Daniela Dias<sup>1</sup>, Roberto do Val Vilela<sup>1</sup>, Camila dos Santos Lucio<sup>1,5</sup>, Fernando de Oliveira Santos<sup>1,4</sup>, Gustavo Coelho da Costa<sup>1</sup>, Jeiel Gabrir Carvalhaes<sup>1</sup>, Michele Maria dos Santos<sup>1</sup>, Sócrates Fraga da Costa Neto<sup>1</sup>, Tatiana Pádua Tavares de Freitas<sup>1</sup>, Cibele Rodrigues Bonvicino<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Genética, Centro de Pesquisas do Instituto Nacional do Câncer (CPQ/INCA), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>3</sup> Laboratório de Hantavírus e Rickettsioses, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>4</sup> Programa de Pós Graduação em Biodiversidade e Saúde, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>5</sup> Programa de Pós Graduação em Biologia Parasitária, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

\* Autor para correspondência: bernardoteixeira@gmail.com

**Abstract:** Since 1984, the Laboratory of Biology and Parasitology of Reservoir Wild Mammals (LABPMR) has been establishing a scientific collection, intending to carry out studies on taxonomy, biogeography, and ecology of mammals in Brazil, aiming to understand their role in zoonotic agents transmission cycles. In this context, the LABPMR also acts as a reference laboratory for the Ministry of Health, providing taxonomic reports of species involved in transmission cycles, based on integrative taxonomy (morphological/morphometric, karyotypic, and molecular analyses). The objective of this work was to offer an overview of the LABPMR Mammal Collection, including its taxonomic and geographic scope, and an account of the research carried out. Over the years, we have collected approximately 18 thousand specimens in all biomes and regions of Brazil, with a large part being deposited in the LABPMR collection. The collection consists mainly of the orders Rodentia and Didelphimorphia, but Carnivora, Chiroptera, Cingulata, Lagomorpha, and Primates are also represented. The collection consists of dry skins and skeletons and fluid-preserved specimens (11,818 specimens), tissues (12 thousand samples), and cell suspensions (four thousand samples). Our database also contains information on zoonotic agents associated with these specimens. Based on taxonomic, biogeographic, and host-parasite relationships, the collection was established and fostered studies on mammalian hosts of *Trypanosoma cruzi*, *Leishmania* spp., *Orthohantavirus*, *Mammarenavirus*, *Schistosoma mansoni*, and multi-host bacteria. Data generated enabled the solution of complex issues in the study of zoonoses and served as a subsidy for public health policies and eco-epidemiological surveillance of zoonoses in different regions of Brazil.

**Key-Words:** Biodiversity; Biorepositories; One Health, Pathogen surveillance.

**Resumo:** A Coleção Mastozoológica do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios – Fundação Oswaldo Cruz. Desde 1984, o Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (LABPMR) vem estabelecendo uma coleção científica, visando realizar estudos sobre taxonomia, biogeografia e ecologia de mamíferos no Brasil, e compreender sua participação em ciclos de transmissão de agentes causadores de zoonoses. Neste contexto, o LABPMR atua também como laboratório de referência para o Ministério da Saúde, fornecendo certificados de identificação taxonômica de espécies envolvidas nos ciclos de transmissão, baseados em taxonomia integrativa (análises morfológicas/morfométricas, cariotípicas e moleculares). O objetivo deste trabalho foi apresentar a Coleção de Mamíferos do LABPMR, incluindo sua abrangência taxonômica e geográfica e um histórico de pesquisas realizadas. Ao longo dos anos, coletamos cerca de 18000 espécimes em todos os biomas e regiões do Brasil, grande parte depositados na própria coleção do LABPMR. A coleção é constituída majoritariamente pelas ordens Rodentia e Didelphimorphia, mas Carnívora, Chiroptera, Cingulata, Lagomorpha e Primates também estão representadas. O acervo é composto por peles e esqueletos e espécimes em meio líquido (11.818 espécimes), tecidos (12000 amostras) e células em suspensão (4000 amostras). Nosso banco de dados conta ainda com informações dos agentes zoonóticos associados a estes espécimes. A partir de estudos taxonômicos, biogeográficos e das relações parasito-hospedeiro, a coleção foi estabelecida e fomentou estudos sobre mamíferos hospedeiros de *Trypanosoma cruzi*, *Leishmania* spp., *Orthohantavirus*, *Mammarenavirus*, *Schistosoma mansoni* e bactérias multi-hospedeiras. Dados gerados possibilitaram a solução de questões complexas no estudo de zoonoses e serviram como subsídio para políticas em saúde pública e vigilância ecoepidemiológica de zoonoses em diversas regiões do Brasil.

**Palavras-Chave:** Biodiversidade; Biorrepositórios; Saúde Única; Vigilância de patógenos.

## INTRODUCTION

Scientific collections have undisputed value, as, in addition substantiate research carried out through the

voucher material housed within them and the associated biological and geographic data, they contribute to science and society, in areas as distinct as systematic, monitoring of climate change, and public health (Suarez &





Tsutsui, 2004). The maintenance of zoological collections and the continuous carrying out of short- and long-term inventories are essential to fill knowledge gaps, and to anticipate or mitigate impacts on biodiversity loss due to environmental changes (Galbreath *et al.*, 2019). Scientific collections from public health research institutions have been important for tracking the history of infectious diseases and for identifying their etiological agents and their reservoirs and/or vectors, making it possible to clarify, for example, how certain pathogens originate and disperse, or to elaborate adequate strategies for control and confrontation of illnesses (Suarez & Tsutsui, 2004). The biological collections of the Fundação Oswaldo Cruz (Oswaldo Cruz Foundation – Fiocruz) of the Ministério da Saúde (Brazilian Ministry of Health), were established since the beginning of the 20<sup>th</sup> century from expeditions conducted by naturalists, and today, they have played a strategic role in defining public policies to fight zoonotic diseases, contributing to environmental, sanitary, and epidemiological surveillance actions, in addition to representing important collections on Brazilian biodiversity (Silva *et al.*, 2020). Since mid-1984, the Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (Laboratory of Biology and Parasitology of Reservoir Wild Mammal), LABPMR, (formerly Laboratório de Biologia e Controle da Esquistossomose – Laboratory of Biology and Control of Schistosomiasis – LBCE), has been establishing a scientific collection at the Instituto Oswaldo Cruz (Oswaldo Cruz Institute) of the Fundação Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), through collecting expeditions of mammals in Brazil, primarily small non-volant mammals (rodents and marsupials). These expeditions had as main objective to carry out studies on the taxonomy, biogeography, and ecology of species of epidemiological interest, with a perspective on investigating their participation in zoonotic agents' cycles of transmission. The study areas were mainly areas of occurrence of outbreaks and/or endemic zoonoses, contributing to the environmental and epidemiological surveillance of these locations. In this context, the LABPMR also acts as a Laboratório de Referência em Taxonomia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (Reference Laboratory for Taxonomy of Reservoir Wild Mammals) for the Secretaria de Vigilância em Saúde – SVS (Health Surveillance Secretariat) of the Ministério da Saúde, producing taxonomic reports, certified at the specific level of species involved in the transmission of zoonoses, having also as client institutions collaborators and several municipal and state health departments in those investigated areas.

Thus, the LABPMR Mammal Collection has, as a differential, voucher specimens with information on the occurrence of infections by different etiological agents. In addition to the collection of skins and skeletons, this collection has tissue samples (for DNA extraction) and cell suspensions (for karyotype analyses) of deposited specimens. Our collection, further than subsidizing research on Brazilian zoonoses and their reservoirs, has been promoting knowledge about the diversity of Brazilian mammals and training of human resources in taxonomy and systematics of mammals.

The objective of this work was to offer an overview of the LABPMR Mammal Collection, including information on the taxonomic scope and geographic range of deposited specimens, as well as on obtaining specimens and biological samples using biosafety practices.

## MATERIAL AND METHODS

The LABPMR Mammal Collection is composed primarily by specimens collected during expeditions conducted by the LABPMR, and secondarily by deposits made by partner health institutions. Trapping localities of the specimens that make up the collection were distributed throughout all Brazilian regions and biomes, encompassing distinct ecological and epidemiological situations, with different degrees of environmental conservation and occurrence of zoonoses, although consisting mainly of wild/rural/interface/peridomicile areas. In general, study areas were selected based on three criteria: (i) recent occurrence of outbreaks of some zoonosis in which mammals play an important role in the cycle; (ii) seasonal monitoring of reservoir mammals and their zoonotic agents in endemic areas; or (iii) carrying out specific investigative studies to fill gaps in knowledge about zoonoses or mammal taxonomy.

Other groups of mammals also make up the collection, such as bats and medium and large-sized mammals. Medium to large-sized mammal specimens, were dead animal carcasses found during field expeditions or received through donations from various LABPMR agreements or collaborations (*e.g.*, municipal and state zoonoses surveillance services, roadkill studies, Wild Animal Screening Center – CETAS, universities).

After capture, specimens are removed to a field laboratory, established under Biosafety Level 3 (BSL-3) standards (Figure 1). In this laboratory, animals are euthanized, and a unique identifier is assigned to it (LBCE number); body measures, weight, and reproductive information is taken; ectoparasites are searched; bone marrow is collected for karyotyping; blood, tissue, and organ samples are collected for host DNA-based



**Figure 1:** Field Laboratory for euthanasia and collection of biological samples from wild mammals, following Biosafety Level 3 (BSL-3) standards. Photo: LABPMR.



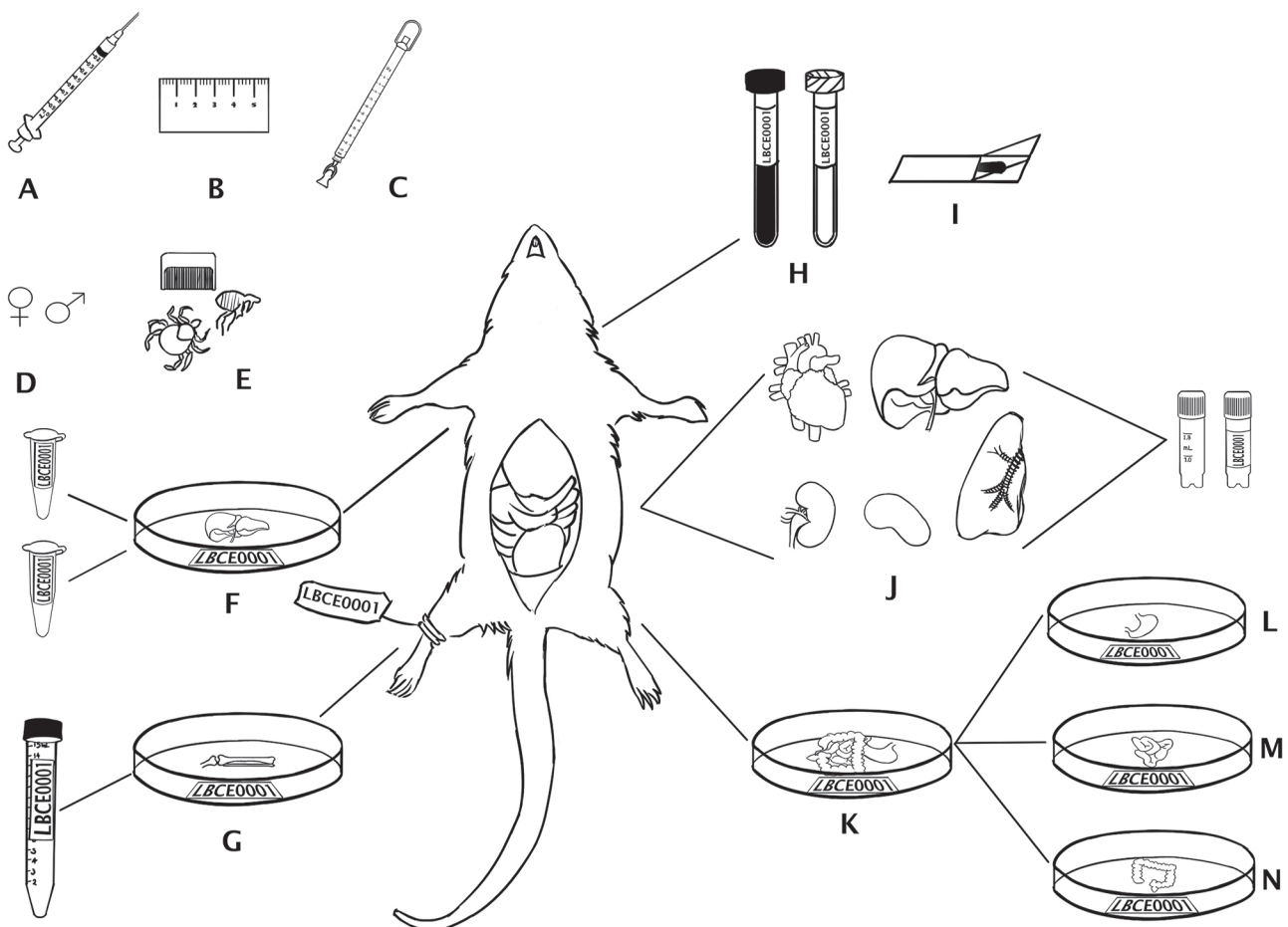


identification, serological and molecular diagnosis of possible infections, and cultivation of etiological agents; skin and skeleton are prepared; helminth parasites of the digestive tract are also recovered (Figure 2) (Lemos & D'Andrea, 2014). All fieldwork expeditions were carried out following federal and local Brazilian environmental licensing regulations, and capture, transport, handling, and euthanasia of specimens followed protocols approved by the Comitê de Ética no Uso de Animais of the Instituto Oswaldo Cruz (Ethics Committee on the Use of Animals of the Oswaldo Cruz Institute – CEUA/IOC).

Specimens in the LABPMR Mammal Collection are identified by the LABPMR Serviço de Referência em Taxonomia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (Reference Service for Taxonomy of Reservoir Mammals). Taxonomic reports issued by the LABPMR, as reference laboratory, require the specimens to be identified at a specific level, and that certification is based on the expertise of qualified taxonomists and external audit of methods and techniques used. The specimens are identified using integrative taxonomy, considering three phases of identification: (i) morphological analysis based on morphological/morphometric data available in identification keys and lists of qualitative characters for each

taxonomic group; (ii) karyotype analysis, by defining the diploid number and number of arms of autosomal chromosomes; (iii) DNA sequencing and phylogenetic analysis. The entire taxonomic identification process follows a standardized flow (Figure 3) under the institution's quality protocols and is subject to audit by the Ministério da Saúde. Given the great diversity of small mammals, sympatry of similar species, and that some host-parasite relationships are species-specific, the correct taxonomic identification is extremely important to determine host-parasite relationships and to support public policies for zoonotic outbreaks prevention and confrontation.

Geographic coordinates of specimens capture sites for mapping of distribution and origin of specimens were retrieved from the LABPMR database and complemented through search in the geospatial software application Google Earth Pro, version 7.3.3. Map preparation used the World Geodetic System (WGS84), with the vector layers of classification by biomes and by municipal boundaries provided by IBGE (<https://www.ibge.gov.br>), in the program Quantum GIS version 2.18.24 (QGIS Developing Team, 2017). The vector layers chosen were intended to demonstrate the diversity of geographic locations and biomes represented in the collection.



**Figure 2:** Flowchart for small mammal necropsy and biological samples collection. Upon capture, a unique specimen identifier is given (LBCE number). Letters indicate procedures performed: (A) anesthesia; (B) external measurements: head and body, tail, ear, and feet (C) body mass; (D) sexual and reproductive data; (E) screening for ectoparasites; (F) liver fragments for molecular analyses and species identification, stored in tissue biobank in Eppendorf tube; (G) removal of bone marrow from femur and tibia for cultivation in Falcon tube for karyotyping; (H) blood and serum collection; (I) blood smear preparation; (J) collection of fragments from organs: heart (1), liver (2), kidney (3), spleen (4), and lungs (5) stored in cryopreservation tubes at  $-80^{\circ}\text{C}$ ; (K) complete gastrointestinal tract removal; (L) stomach content and endoparasite examination; (M) small intestine content and endoparasite examination; (N) large intestine and cecum content and endoparasite examination. Adapted from Galbreath *et al.* (2019). Illustration: Juliana Gonçalves Moura.

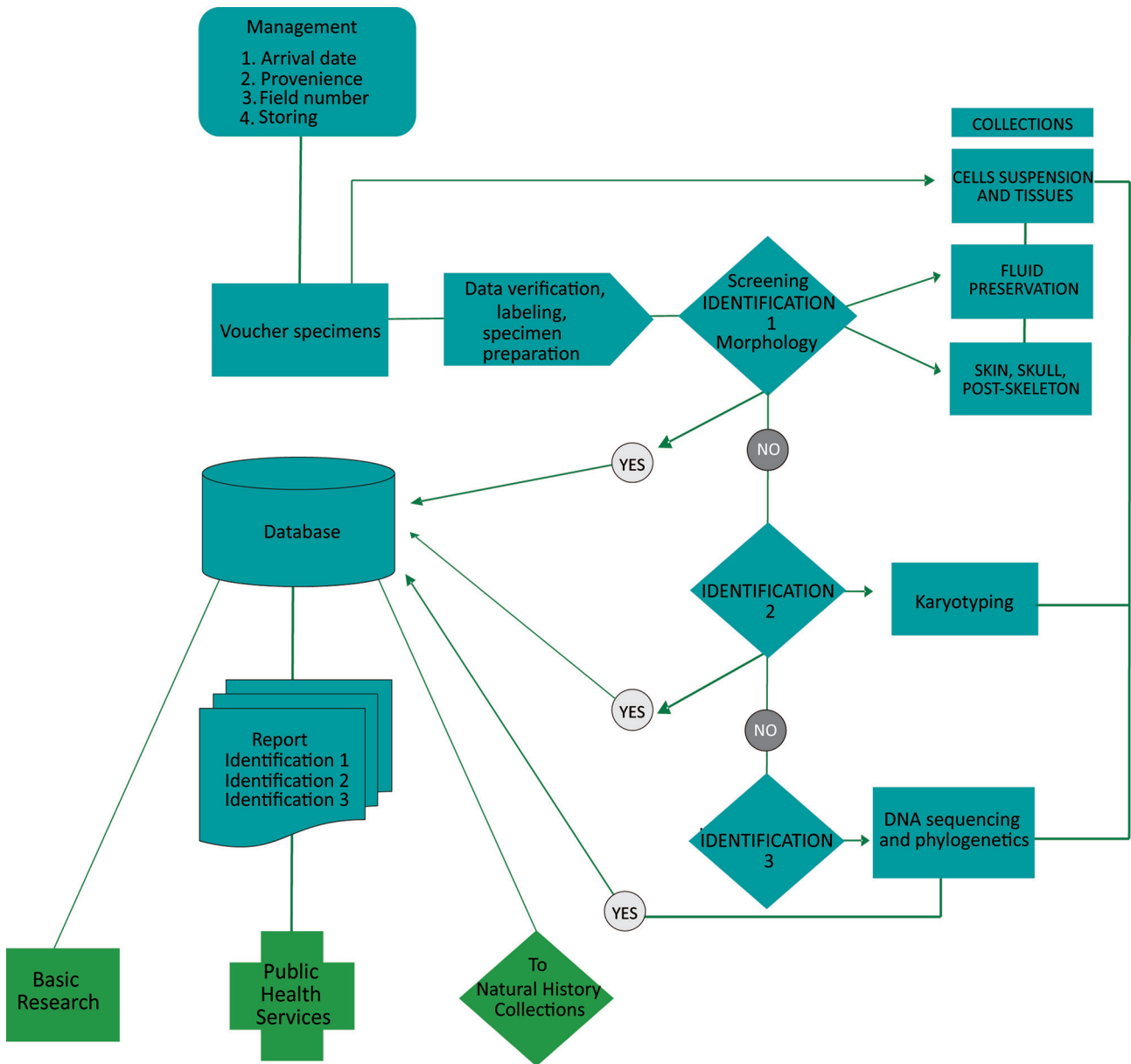


Figure 3: Flowchart for mammal taxonomic identification steps of the LABPMR Reference Service for Taxonomy of Reservoir Mammals. Illustration: LABPMR.

**RESULTS**

The LABPMR scientific collection consists of three divisions: 1) Collection of dry skins and skeletons (6,058 specimens) and fluid-preserved specimens (5,760 whole specimens); 2) Tissue Collection (mainly ear, muscle, liver, and spleen samples, approximately 12 thousand samples); and 3) Cell Suspension Collection (from bone marrow culture, approximately four thousand samples). Tissue samples are for isolating DNA and cell suspensions are for karyotyping specimens. This triad of collections present in the LABPMR Mammal Collection makes it one of the most comprehensive in Brazil, in qualitative and quantitative terms, especially for the specious orders Rodentia and Didelphimorphia. This collection also has a database associated with the specimens, where, in addition to traditional information on bionomic and geographic data, information about the various zoonotic agents studied by our partner laboratories is also included. This information includes which host mammals were

positive for pathogens and which species of zoonotic agents were correlated to each host.

From 1984 to 2020, approximately 18 thousand mammal specimens were collected in 153 municipalities, in all biomes, and regions of Brazil (Figure 4), and prepared as vouchers. About 30% of these specimens have been deposited in the mammal collections of the Museu Nacional of the Universidade Federal do Rio de Janeiro (National Museum of the Federal University of Rio de Janeiro – MN/UFRJ) and of the Departamento de Sistemática e Ecologia of the Universidade Federal da Paraíba (Department of Systematics and Ecology of the Federal University of Paraíba – UFPB). It is noteworthy that, for each specimen, these collections’ identifier remains linked to the LABPMR specimen identifier (LBCE number), enabling traceability of specimens and their respective samples. Most of the specimens (11,818 – Table 1) remain deposited in the LABPMR Mammal Collection, together with all tissue samples and cell suspensions, and will, in the future, constitute the Coleção

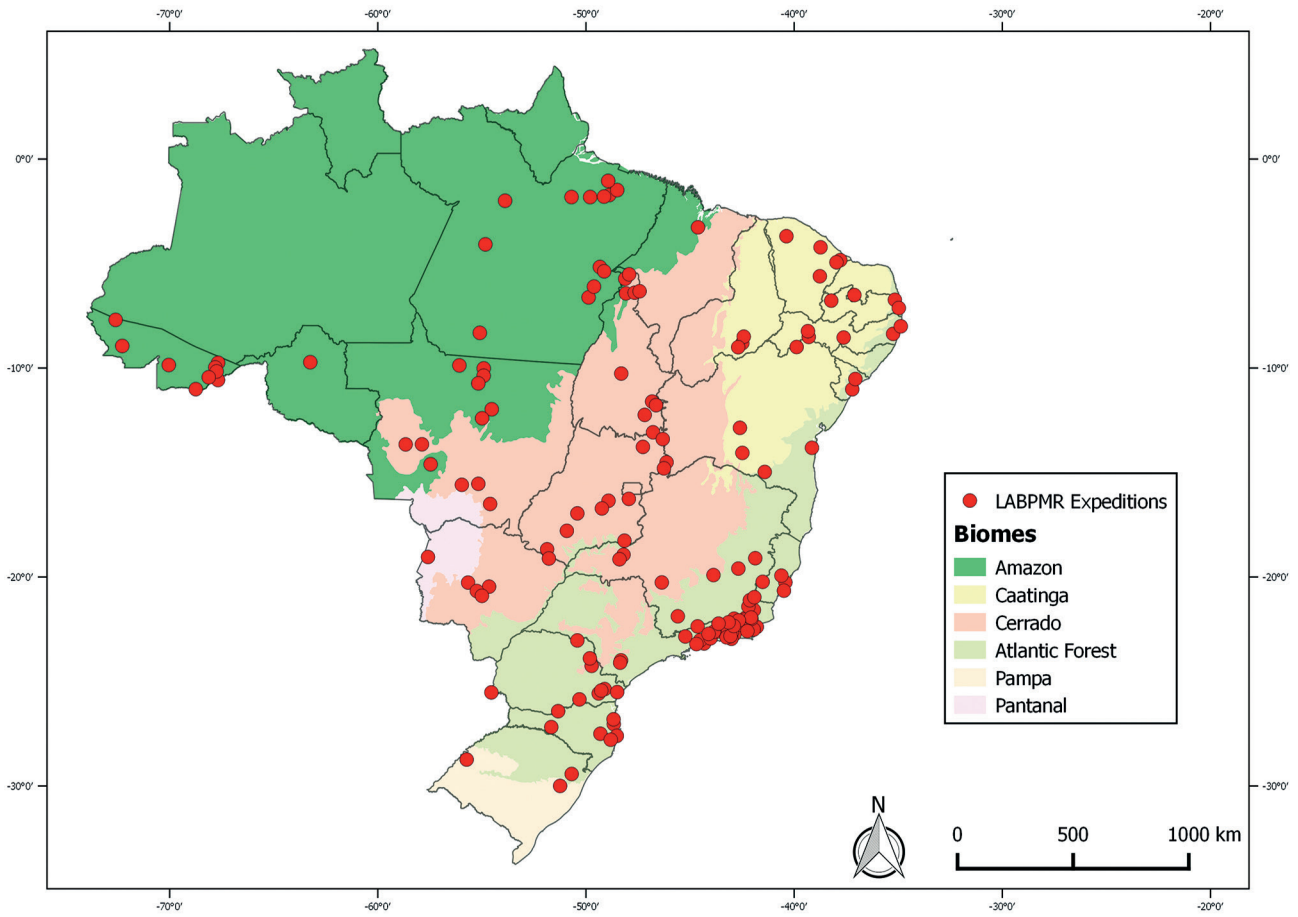


Figure 4: Geographic coverage of mammal specimens collected by the LABPMR, between 1984 and 2020.

Table 1: Taxonomic coverage of specimens deposited in the LABPMR Mammalian Collection.

Order	# specimens	# genera	# families
Rodentia	10153	40	8
Didelphimorphia	1203	12	1
Chiroptera	333	23	5
Primates	71	9	3
Carnivora	30	8	4
Cingulata	14	2	1
Artiodactyla	6	2	1
Pilosa	5	4	1
Lagomorpha	3	1	1
Total	11818	101	25

Institucional de Mamíferos Silvestres Reservatórios (Institutional Collection for Reservoir Wild Mammals – COLMASTO).

In terms of taxonomic representation, the collection's specimens consist mainly of mammals belonging to the orders Rodentia and Didelphimorphia, although some specimens of Carnivora, Chiroptera, Cingulata, Lagomorpha, and Primates are also represented (Table 1).

## DISCUSSION

The specimens in the LABPMR Mammal Collection, as well as their tissue samples and cell suspensions, parasites, and associated data, have supported several

research studies in taxonomy, eco-epidemiology, and actions in health surveillance. Our collection consists mainly of captures carried out in zoonotic outbreak areas, focusing on the identification of mammal species involved in the sylvatic cycle of pathogens and their role in the eco-epidemiology of zoonoses.

For such studies, accurate taxonomic identifications, based on an integrative taxonomy approach, are essential, since the biological and ecological characteristics of each host species determine the understanding and predictability of transmission cycles and the dynamics of dispersion of these zoonoses (Fernandes *et al.*, 2019; Raboni *et al.*, 2009; Xavier *et al.*, 2014). In addition, the fact that many host-parasite relationships are species-specific and that there is a process of diversification and coevolution between zoonotic agents and their hosts (Lednicky, 2003), reinforces the importance of a collection whose zoological samples (skins, skeletons, cell suspensions, and tissues) and parasitological samples are associated (Astrin *et al.*, 2013; Cook *et al.*, 2020; Galbreath *et al.*, 2019).

Thus, specimens from the collection were captured in areas of transmission of zoonoses caused by: (i) protozoa (Chagas disease and leishmaniasis) (Cássia-Pires *et al.*, 2014; Dario *et al.*, 2016; Olifiers *et al.*, 2015; Rademaker *et al.*, 2009; Rocha *et al.*, 2013; Roque *et al.*, 2008, 2013; Xavier *et al.*, 2014); (ii) helminths (schistosomiasis) (Costa-Neto *et al.*, 2013; D'Andrea *et al.*, 2002; Gentile *et al.*, 2006, 2012; Maldonado Júnior *et al.*, 2006);



(iii) viruses (Arenaviruses-related Viral Hemorrhagic Fevers, VHFs, and Hantavirus Pulmonary Syndrome, HPS) (Agrellos *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2018a, b, 2019; Guterres *et al.*, 2013, 2014; Lemos *et al.*, 2004; Limongi *et al.*, 2016; Oliveira *et al.*, 2009, 2011, 2012, 2014a, b,

2017; Oliveira Santos *et al.*, 2018; Raboni *et al.*, 2009, 2012; Teixeira *et al.*, 2014; Travassos da Rosa *et al.*, 2011; Weksler *et al.*, 2017); and (iv) bacteria (Leptospirosis, Bartonellosis, Q Fever, and Brazilian Spotted Fever) (Blanco *et al.*, 2017; Favacho *et al.*, 2015; Ferreira

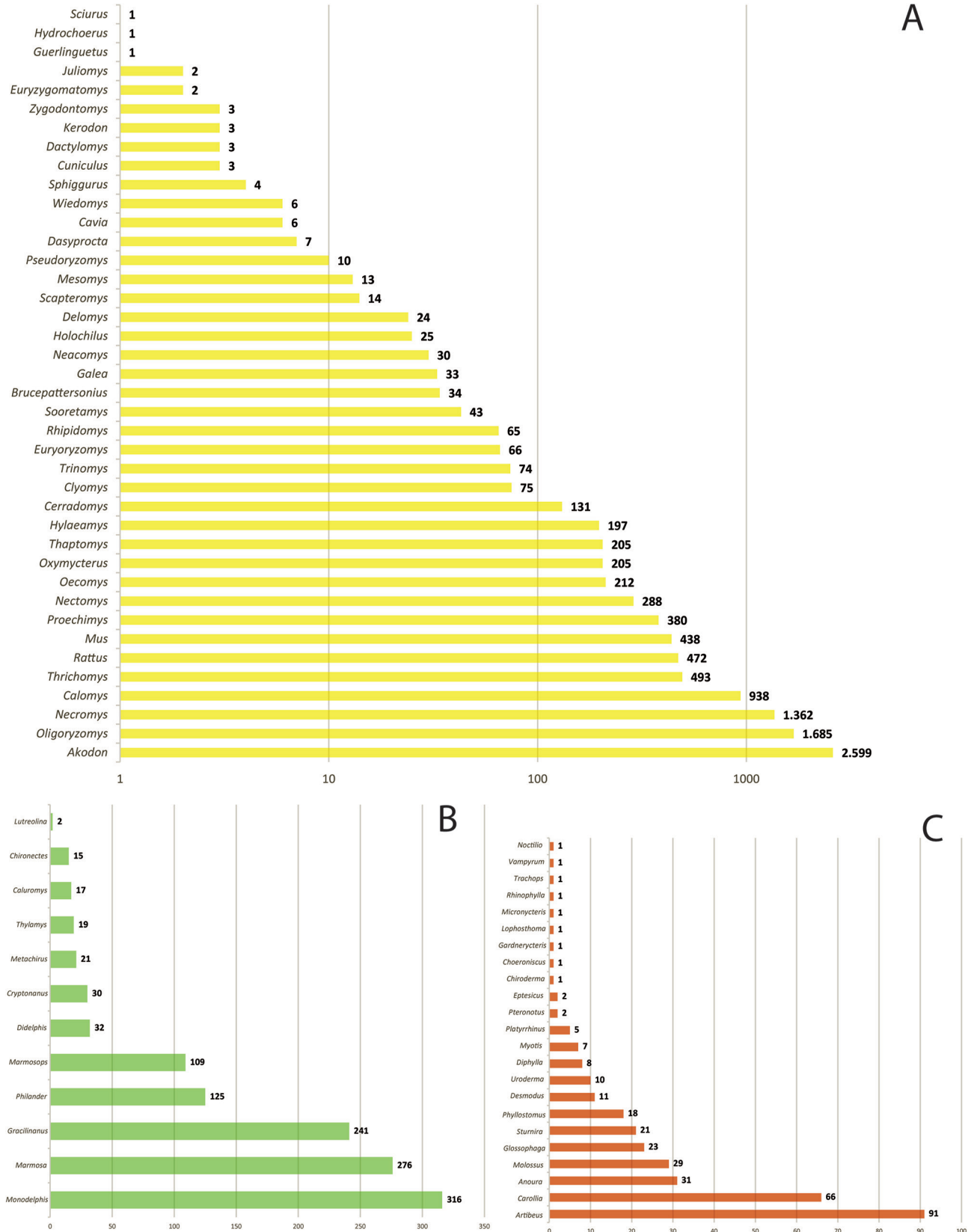


Figure 5: Taxonomic range of mammals deposited in the LABPMR Mammal Collection by genera: (A) Rodentia; (B) Didelphimorphia; (C) Chiroptera. Graph A: X-axis in logarithmic scale.



*et al.*, 2018; Gonçalves *et al.*, 2016a; Gonçalves-Oliveira *et al.*, 2020; Medeiros *et al.*, 2020; Rozental *et al.*, 2017). Studies on mammal hosts of protozoa such as *Leishmania* spp. and *Trypanosoma cruzi* largely contributed to obtaining the most recent specimens in the LABPMR Mammal Collection, as they make up most of the activities relevant to the LABPMR Reference Service. Among these studies, it was possible to identify the diversity of *Leishmania* spp. infecting hystricognath rodents in Brazil (Dario *et al.*, 2016) and the reservoir mammals involved in the enzootic cycle of Chagas disease oral transmission through the ingestion of sugarcane juice and açaí, establishing new epidemiological scenarios for this zoonosis (Roque *et al.*, 2008, 2013; Xavier *et al.*, 2014).

For studies on the taxonomic identification of reservoir rodents for *Orthohantavirus* and *Mammarenavirus*, the LABPMR Mammal Collection was of crucial importance, considering the specificity between virus species/genotype and host rodent species (Lednicky, 2003). The main species identified as reservoirs belong to the genera *Oligoryzomys* (Agrellos *et al.*, 2012; Weksler *et al.*, 2017), *Necomys* (Oliveira Santos *et al.*, 2018), and *Akodon* Oliveira *et al.*, 2012, highlighting studies reviewing the taxonomic status of *Oligoryzomys mottogrosae* (Weksler *et al.*, 2017) and *Oligoryzomys utiaritensis* (Agrellos *et al.*, 2012), from their relationships with the Anajatuba and Castelo dos Sonhos Orthohantaviruses, respectively. Our collection was also extremely important for the identification of hosts in the first case of HPS in the state of Rio de Janeiro (Oliveira *et al.*, 2017); for studies on the dynamics of sylvatic cycles of Orthohantaviruses in southern Brazil, including the occurrence of spillover and the corroboration of host-parasite specificity hypothesis challenge (Oliveira *et al.*, 2014a, b; Raboni *et al.*, 2012; Teixeira *et al.*, 2014); and for the definition of host species of *Mammarenaviruses* in Brazil, a poorly known pathogen, until then (Fernandes *et al.*, 2018a, b, 2019).

Other mammals identified in our collection contributed to the knowledge of the species involved in the enzootic cycles of multi-host bacteria such as *Bartonella* spp. and *Coxiella burnetti* in the Atlantic Forest, mainly in the state of Rio de Janeiro (Ferreira *et al.*, 2018; Gonçalves-Oliveira *et al.*, 2020; Rozental *et al.*, 2017) and *Leptospira* spp. in the state of Acre Amazon (Medeiros *et al.*, 2020). As for helminths, several hosts were identified in specific studies describing new parasite species (Andrade-Silva *et al.*, 2020; Boullousa *et al.*, 2019; Gomes *et al.*, 2020; Maldonado Júnior *et al.*, 2020), species surveys (Simões *et al.*, 2017), community ecology (Boullousa *et al.*, 2020; Cardoso *et al.*, 2018; Costa-Neto *et al.*, 2019; Lucio *et al.*, 2021), and eco-epidemiology studies of *Schistosoma mansoni* (D'Andrea *et al.*, 2002; Gentile *et al.*, 2012).

In addition to studies on zoonoses, the LABPMR Mammal Collection has contributed strongly to the knowledge of the diversity of Brazilian mammals. This knowledge ranges from inventories carried out in different areas of Brazil, to phylogenetic and phylogeographic studies that allowed us to infer the evolutionary

processes involved in the diversification of different groups, including the description of new species and new geographic occurrences (Bezerra *et al.*, 2020; Bonvicino *et al.*, 2010, 2013, 2014; Calouro *et al.*, 2020; Fernandes *et al.*, 2012; Gonçalves *et al.*, 2016b; Nascimento *et al.*, 2011, 2013). These studies on taxonomy and integrative systematics of mammals were only possible due to the correlation between morphological/morphometric, karyotypic, and molecular data in our collection. Thus, advances were possible in the taxonomy of several groups that required complex systematic analyses, in particular rodents, a group that makes up most of the collection's specimens.

Some of the main studies that were of great importance for the formation of the LABPMR Mammal Collection, and its use to solve taxonomic questions, refer to the diversity of the genus *Thrichomys*, a hystricognath rodent considered monospecific for a long time. Through morphometric, cytogenetic, phylogenetic, and phylogeographic studies it was possible to determine the occurrence of at least 5 species in areas of open vegetation in Caatinga, Cerrado, and Pantanal (Bonvicino *et al.*, 2002; Borodin *et al.*, 2006; Carvalhoes *et al.*, 2019; Nascimento *et al.*, 2013), contributing to other studies on the taxonomy of this genus (Pessôa *et al.*, 2015). *Thrichomys* taxonomic and bionomic diversity is also reflected in the host-parasite relationships with the etiological agent of Chagas disease, *Trypanosoma cruzi* (Roque *et al.*, 2005; Teixeira *et al.*, 2005), and with its helminth community (Simões *et al.*, 2010).

In the case of *Thrichomys*, specimens collected in regions close to or under the influence of the São Francisco River (such as areas in Minas Gerais, Bahia, and Piauí), and incorporated into the LABPMR Mammal Collection, were decisive to understand the role of this river as a barrier to gene flow between populations of this genus (Nascimento *et al.*, 2013). The same pattern was detected for the sigmodontine rodent *Calomys expulsus*, with three genetically distinct subpopulations influenced by the São Francisco River as a barrier (Nascimento *et al.*, 2011).

Regarding the collection of cell suspensions, in addition to the contributions in the aforementioned taxonomic and eco-epidemiological studies, this material also allowed us to conduct specific studies on karyotypic diversity and chromosomal polymorphism in the genus *Akodon* (Bonvicino, 2011; Vilela *et al.*, 2020), as well as to understand the chromosomal fusion/fission processes and the chromosomal characteristics of hybrids of the genus *Thrichomys* (Bonvicino *et al.*, 2002; Borodin *et al.*, 2006).

The second most representative taxonomic group in the LABPMR Mammal Collection is Didelphimorphia. Its relevance in eco-epidemiological studies is due to its great importance for the maintenance of sylvatic cycles of trypanosomatids and helminths, especially members of the genus *Didelphis* (Cardoso *et al.*, 2020; Cirino *et al.*, 2020; Costa-Neto *et al.*, 2019; Roque & Jansen, 2014; Roque *et al.*, 2008). In addition to this approach, specimens of our collection were also decisive for studies





on phylogeography and genetic diversification of the genera *Gracilinanus*, *Marmosa*, and *Monodelphis* (Caramaschi *et al.*, 2011; Faria *et al.*, 2013, 2014). In addition to studies on rodents and marsupials, our collection has also been contributing to the knowledge of other mammalian groups, such as Chiroptera (Corrêa & Bonvicino, 2016), Carnivora (Bontempo *et al.*, 2020), and Lagomorpha (Bonvicino *et al.*, 2015). Studies on primates and other medium to large-sized mammals, derived from the Centro de Triagem de Animais Silvestres (Wildlife Screening Center – CETAS) in Rio Branco, state of Acre, and incorporated into the collection, are still in progress.

It is worth noting that the fact that the collection has a representative quantity of specimens with generalist habits or highly abundant in small mammal communities, particularly from anthropic environments, is due to the nature of the LABPMR collecting expeditions. As most of the studies executed aimed to determine host species in areas of an outbreak and/or endemic for zoonoses, a large part of the trapping effort was carried out in rural peri-domiciliary areas, agricultural areas, and rural/wild interface areas.

Mammal inventories and partnerships with laboratories specialized in pathogen diagnosis contributed to the establishment of multidisciplinary and interdisciplinary research and diagnosis networks over three decades of LABPMR activities. As for professionals, this network includes biologists, biomedical scientists, educators, physicians, researchers, and veterinarians, in addition to a strong interaction with state managers of public administration. Regarding interdisciplinarity, academic training of students at undergraduate and graduate levels takes place at the interface and association of biological data from hosts with climatic and environmental variables and with rates of infection by the studied pathogens. These scientific collaborations and human resources training strategies have been developed by the LABPMR since the 1980s.

The fieldworks to collect specimens and biological samples for the LABPMR Mammal Collection has had financial and logistic support from the Fiocruz, as well as twelve funding opportunity announcements (FOAs) from funding agencies such as the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (Carlos Chagas Filho Foundation for Research Support of the State of Rio de Janeiro – FAPERJ) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Brazilian National Council for Scientific and Technological Development – CNPq), mainly along the last 20 years. This financial support also made it possible to purchase consumables, equipment, and to hire technicians such as taxidermists and curatorial assistants to maintain the collection.

The scientific collection of the LABPMR is currently in the process of institutionalization within the Fiocruz, aiming to make its collection and associated database available in specific repositories, following the concept of open science. This process of institutionalization has the financial support of a recent FAPERJ FOA aiming to support biodiversity conservation through the biological

collections of the state of Rio de Janeiro (COLBIO) and is the first support specifically for the LABPMR Mammal Collection structure, maintenance, and institutionalization, not only for sample collections. Once the institutionalization process is completed, the collection will have regular institutional resources for maintenance, ensuring its sustainability. Moreover, we have been involved in discussing the initiative of building a virtual network designed to promote communication, coordination, and collaborative problem solving among pathogen researchers, public health officials, and biorepositories, known as Museums and Emerging Pathogens in the Americas (MEPA) (Colella *et al.*, 2021).

The reservoir-pathogen-landscape theme, guiding the capture of specimens, determined the formation of this collection of mammals and their tissues samples and cell suspensions, associated with the parasitological data. Data generated enabled the interlocution of professionals from complementary disciplines in the solution of complex issues within the scope of the study of zoonoses in the One Health approach. Considering the numerical, geographic, and qualitative representativeness of this collection, and its potential as an information source on Brazilian mammal fauna and their related parasites, the LABPMR Mammal Collection contributes, not only to the knowledge of Brazilian biodiversity, but also to studies on host-parasite relationships. All this information generated serves as a subsidy for public health policies and for eco-epidemiological surveillance of zoonoses in different regions of Brazil.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are indebted to the entire LABPMR team for their support in our scientific expeditions and strengthening the LABPMR Mammal Collection, since its inception. Particularly, we thank Dr Luís Rey (*in memoriam*), emeritus researcher at the Oswaldo Cruz Foundation and former head of LABPMR (formerly Laboratory of Biology and Control of Schistosomiasis – LBCE) for helping to found this Laboratory, raising funds and providing academic training to LABPMR students and researchers. We also thank José Wandique Fraga da Costa (*in memoriam*) for his assistance in collecting expeditions. We are also grateful to Dr. Rui Cerqueira da Silva, for the encouragement, support of infrastructure, human resources, and consultancy for the founding of the LABPMR Mammal Collection. We would like to thank our partner laboratories at the Instituto Oswaldo Cruz (especially LABTRIP/IOC, LBE/IOC, LEDOC/IOC, LEIP/IOC, LHR/IOC, LIRN/IOC); at Federal and State Universities; and at other Research Institutions. We are grateful to the Health Surveillance Service of the Ministry of Health, to the Evandro Chagas Institute/PA, and the municipal and state health secretariats. We thank funding agencies for subsidizing research projects and reference services, in particular, the Oswaldo Cruz Foundation (Fiocruz), the Carlos Chagas Filho Foundation for Research Support of the State of Rio de Janeiro (FAPERJ), and the Brazilian National



Council for Scientific and Technological Development (CNPq). We would like to thank the Animal Use Ethics Committees (CEUA/Fiocruz) and the federal and state environmental licensing bodies (especially IBAMA and ICMBio) for issuing our permits. Finally, we thank Juliana Gonçalves Moura, illustrator, and a licentiate in Art Education at Escola de Belas Artes/UFRJ, who illustrated the flowchart for obtaining biological samples from small mammals.

## REFERENCES

- Agrellos R, Bonvicino CR, Rosa EST, Marques AAR, D'andrea PS, Weksler M. 2012. The taxonomic status of the Castelo dos Sonhos Hantavirus reservoir, *Oligoryzomys utiaritensis* Allen 1916 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Zootaxa* 3220(1): 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3220.1.1>.
- Andrade-Silva BE, Vilela RV, Lopes-Torres EJ, Costa-Neto SF, Maldonado A. 2020. *Boehmiella wilsoni* (Nematoda, Heligmosomoidea, Boehmiellidae fam. nov.), found in Amazonian rodents. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 13(August): 119-129. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.08.003>.
- Astrin J, Zhou X, Misof B. 2013. The importance of biobanking in molecular taxonomy, with proposed definitions for vouchers in a molecular context. *ZooKeys* 365 (SPEC.ISSUE): 67-70. <https://doi.org/10.3897/zookeys.365.5875>.
- Bezerra AMR, Castiglia R, Pereira LG, Moreira JC, Bonvicino CR. 2020. Molecular systematics of the genus *Necromys* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) reveals two cryptic and syntopic species in western Cerrado of Brazil. *Zoologischer Anzeiger* 285: 147-158. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2020.02.007>.
- Blanco CM, Teixeira BR, Silva AG, Oliveira RC, Strecht L, Ogrzewalska M, Lemos ERS. 2017. Microorganisms in ticks (Acari: Ixodidae) collected on marsupials and rodents from Santa Catarina, Paraná and Mato Grosso do Sul states, Brazil. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 8(1): 90-98. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2016.10.003>.
- Bontempo J, Bueno C, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2020. Genetic diversity and chromosome complement of *Galictis cuja* (Molina, 1782) (Carnivora: Mustelidae) with comments about its role as parasite hosts. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Ciências Naturais* 15(3): 717-726. <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i3.199>.
- Bonvicino CR. 2011. Diversidade cariotípica em roedores Akodontini do Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia* 62: 7-13.
- Bonvicino CR, Casado F, Weksler M. 2014. A new species of *Cerradomys* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from Central Brazil, with remarks on the taxonomy of the genus. *Zoologia (Curitiba)* 31(6): 525-540. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000600002>.
- Bonvicino CR, Fernandes FA, Viana MC, Teixeira BR, D'Andrea PS. 2013. *Scapteromys aquaticus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil with comments on karyotype and phylogenetic relationships. *Zoologia (Curitiba)* 30(2): 242-247. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000200016>.
- Bonvicino CR, Menezes AN, Lazar A, Penna-Firme V, Bueno C, Viana MC, D'Andrea PS, Langguth A. 2015. Chromosomes and phylogeography of *Sylvilagus* (Mammalia, Leporidae) from eastern Brazil. *Oecologia Australis* 19(01): 158-172. <https://doi.org/10.4257/oeco.2015.1901.10>.
- Bonvicino CR, Oliveira JA, Gentile R. 2010. A new species of *Calomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Eastern Brazil. *Zootaxa* 25(2336): 19-35. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00066>.
- Bonvicino CR, Otazú IB, D'Andrea PS. 2002. Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Cytogenetic and Genome Research* 97(3-4): 200-204. <https://doi.org/10.1159/000066613>.
- Borodin PM, Barreiros-Gomez SC, Zhelezova AI, Bonvicino CR, D'Andrea PS. 2006. Reproductive isolation due to the genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Genome* 49(2): 159-167. <https://doi.org/10.1139/g05-096>.
- Boullosa RG, Simões RO, Andrade-Silva BE, Gentile R, & Maldonado A. 2019. A new heligmonellid (Nematoda) species of the genus *Stilestrongylus* in *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, southern Brazil. *Journal of Helminthology* 93(3): 352-355. <https://doi.org/10.1017/S0022149X18000251>.
- Boullosa RG, Cardoso TS, Costa-Neto SF, Teixeira BR, Freitas TPT, Maldonado-Júnior A, Gentile R. 2020. Helminth community Structure of three sigmodontine rodents in the Atlantic Forest, Southern Brazil. *Oecologia Australis* 24(03): 577-589. <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2403.04>.
- Calouro AM, Borges LHM, Verde RS, Chaves WA, Silva RMT, Cunha AO, Botelho ALM, Crisóstomo CF et al. 2020. Mamíferos da Fazenda Experimental Catuaba. Pp. 332-354. In: Silveira M, Guilherme E, Vieira L (Eds.), *Fazenda Experimental Catuaba: o seringal que virou laboratório-vivo em uma paisagem fragmentada no Acre*. 1ª Ed. Stricto Sensu Editora, Rio Branco.
- Caramaschi FP, Nascimento FF, Cerqueira R, Bonvicino CR. 2011. Genetic diversity of wild populations of the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia: Didelphidae), in Brazilian landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 104(2): 251-263. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01724.x>.
- Cardoso TS, Braga CAC, Macabu CE, Simões RO, Costa-Neto SF, Maldonado Júnior A, Gentile R, Luque JL. 2018. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 27: 495-504. <https://doi.org/10.1590/S1984-2961201800066>.
- Cardoso TS, Costa-Neto SF, Braga CAC, Weksler M, Simões RO, Maldonado Júnior A, Luque JL, Gentile R. 2020. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. *Community Ecology* 21: 159-170. <https://doi.org/10.1007/s42974-020-00016-5>.
- Carvalhoes JG, Cordeiro-Estrela P, Hohl LSL, Vilela RV, D'Andrea PS, Rocha-Barbosa O. 2019. Variation in the skull morphometry of four taxonomic units of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae), from different Neotropical biomes. *Journal of Morphology* 280(3): 436-445. <https://doi.org/10.1002/jmor.20955>.
- Cássia-Pires R, Boité MC, D'Andrea PS, Herrera HM, Cupolillo E, Jansen AM, Roque ALR. 2014. Distinct *Leishmania* species infecting wild caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi) from Brazil. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8(12): e3389. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003389>.
- Cirino BS, Costa-Neto SF, Maldonado Júnior A, Gentile R. 2020. First study on the helminth community structure of the neotropical marsupial *Metachirus myosuroides* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 29: 1-13. <https://doi.org/10.1590/S1984-296120200064>.
- Colella JP, Bates J, Burneo SF, Camacho MA, Carrion Bonilla C, Constable I, D'Elia G, Dunnum JL et al. 2021. Leveraging natural history biorepositories as a global, decentralized, pathogen surveillance network. *PLOS Pathogens* 17(6): e1009583. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009583>.
- Cook JA, Arai S, Armién B, Bates J, Bonilla CAC, Cortez MBS, Dunnum JL, Ferguson AW et al. 2020. Integrating biodiversity infrastructure into pathogen discovery and mitigation of emerging infectious diseases. *BioScience* 70(7): 531-534. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa064>.
- Corrêa M, Bonvicino CR. 2016. C-banding variation in some Brazilian Amazon bats (Chiroptera). *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia* 77: 105-116.
- Costa-Neto SF, Tunholi-Alves VM, Tunholi VM, Garcia JS, Santos MAJ, Nogueira VA, Brito MF, Gentile R, Pinheiro J. 2013. Biochemical and histological changes in liver of *Nectomys squamipes* naturally infected by *Schistosoma mansoni*. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* (Online) 22: 519-524. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612013000400011>.
- Costa-Neto SF, Cardoso TS, Boullosa RG, Maldonado Júnior A, Gentile R. 2019. Metacommunity structure of the helminths of the black-eared opossum *Didelphis aurita* in peri-urban, sylvatic and rural environments in south-eastern Brazil. *Journal of Helminthology* 93: 720-731. <https://doi.org/10.1017/S0022149X18000780>.
- D'Andrea PS, Fernandes FA, Cerqueira R, Rey L. 2002. Experimental evidence and ecological perspectives for the adaptation of



- Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (Digenea: Schistosomatidae) to a wild host, the water-rat, *Nectomys squamipes* Brants, 1827 (Rodentia: Sigmodontinae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 97(suppl 1): 11-14. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762002000900003>.
- Dario MA, Rodrigues MS, Barros JHDS, Xavier SCDC, D'Andrea PS, Roque ALR, Jansen AM. 2016. Ecological scenario and *Trypanosoma cruzi* DTU characterization of a fatal acute Chagas disease case transmitted orally (Espírito Santo state, Brazil). Parasites & Vectors 9(1): 477. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1754-4>.
- Faria MB, Nascimento FF, Oliveira JA, Bonvicino CR. 2013. Biogeographic determinants of genetic diversification in the mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae). Journal of Heredity 104(5): 613-626. <https://doi.org/10.1093/jhered/est039>.
- Faria MB, Oliveira JA, Bonvicino CR. 2014. Filogeografia de populações brasileiras de Marmosa (Marmosa) Murina (Didelphimorphia, Didelphidae). Revista Nordestina de Biologia 21(2): 27-52.
- Favacho ARM, Andrade MN, Oliveira RC, Bonvicino CR, D'Andrea PS, Lemos ERS. 2015. Zoonotic *Bartonella* species in wild rodents in the state of Mato Grosso do Sul, Brazil. Microbes and Infection 17(11-12): 889-892. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2015.08.014>.
- Fernandes FA, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2012. *Oligoryzomys stramineus* Bonvicino and Weksler, 1998 (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae): new records in Northeastern Brazil. Check List 8(1): 184-186.
- Fernandes J, Oliveira RC, Guterres A, Barreto-Vieira DF, Terças ACP, Teixeira BR, Silva MAM, Caldas GC et al. 2018a. Detection of Latino virus (Arenaviridae: *Mammarenavirus*) naturally infecting *Calomys callidus*. Acta Tropica 179(October 2017): 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.12.003>.
- Fernandes J, Guterres A, Oliveira RC, Chamberlain J, Lewandowski K, Teixeira BR, Coelho TA, Crisóstomo CF, Bonvicino CR, Lemos ERS. 2018b. Xapuri virus, a novel *mammarenavirus*: natural reassortment and increased diversity between New World viruses. Emerging Microbes & Infections 7(1): 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41426-018-0119-9>.
- Fernandes J, Guterres A, Oliveira RC, Jardim R, Dávila AMR, Hewson R, Lemos ERS. 2019. Aporé virus, a novel *mammarenavirus* (Bunyvirales: Arenaviridae) related to highly pathogenic virus from South America. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 114(4): 1-3. <https://doi.org/10.1590/0074-02760180586>.
- Ferreira MS, Guterres A, Rozental T, Novaes RLM, Vilar EM, Oliveira RC, Fernandes J, Forneas D et al. 2018. *Coxiella* and *Bartonella* spp. in bats (Chiroptera) captured in the Brazilian Atlantic Forest biome. BMC Veterinary Research 14(1): 279. <https://doi.org/10.1186/s12917-018-1603-0>.
- Galbreath KE, Hoberg EP, Cook JA, Armien B, Bell KC, Campbell ML, Dunnun JL, Dursahinhan AT et al. 2019. Building an integrated infrastructure for exploring biodiversity: field collections and archives of mammals and parasites. Journal of Mammalogy 100(2): 382-393. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz048>.
- Gentile R, Costa-Neto SF, Gonçalves MML, Bonecker ST, Fernandes FA, Garcia JS, Barreto MGM, Soares MS, D'Andrea PS, Peralta JM, Rey L. 2006. An ecological field study of the water-rat *Nectomys squamipes* as a wild reservoir indicator of *Schistosoma mansoni* transmission in an endemic area. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 101(suppl 1): 111-117. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762006000900018>.
- Gentile R, Barreto MGM, Gonçalves LMM, D'Andrea PS. 2012. The role of wild rodents in the transmission of *Schistosoma mansoni* in Brazil. Pp. 231-254, In: Rokni MB (Ed.), Schistosomiasis. InTech. <https://doi.org/10.5772/25909>.
- Gomes APN, Costa NA, Gentile R, Vilela RV, Maldonado Júnior A. 2020. Morphological and genetic description of *Moniliformis necromysi* sp. n. (Archiacanthocephala) from the wild rodent *Necromys lasiurus* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Brazil. Journal of Helminthology 94: e138. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000188>.
- Gonçalves LR, Favacho ARM, Roque ALR, Mendes NS, Fidelis Júnior OL, Benevenuto JL, Herrera HM, D'Andrea PS et al. 2016a. Association of *Bartonella* Species with wild and synanthropic rodents in different Brazilian biomes. Applied and Environmental Microbiology 82(24): 7154-7164. <https://doi.org/10.1128/AEM.02447-16>.
- Gonçalves J, Teixeira BR, Olifiers N, Lucio CS, Riski LL, Costa-Neto SF, Lemos ERS, Bonvicino CR, D'Andrea PS. 2016b. A survey of small mammals in the Atlantic Forest of the Northwestern region of Rio de Janeiro State. Oecologia Australis 20(04): 492-500. <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2004.08>.
- Gonçalves-Oliveira J, Rozental T, Guterres A, Teixeira BR, Andrade-Silva BE, Costa-Neto SF, Furtado MC, Moratelli R, D'Andrea PS, Lemos ERS. 2020. Investigation of *Bartonella* spp. in Brazilian mammals with emphasis on rodents and bats from the Atlantic Forest. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife 13: 80-89. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.07.004>.
- Guterres A, Oliveira RC, Fernandes J, D'Andrea PS, Bonvicino CR, Bragagnolo C, Guimarães GD, Almada GL et al. 2013. Phylogenetic analysis of the S segment from Jucituba hantavirus: Identification of two distinct lineages in *Oligoryzomys nigripes*. Infection, Genetics and Evolution 18: 262-268. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2013.05.027>.
- Guterres A, Oliveira R, Fernandes J, Strecht L, Casado F, Oliveira, FG, D'Andrea PS, Bonvicino CR, Schrago CG, Lemos ERS. 2014. Characterization of Jucituba Virus in *Oligoryzomys farnesi* from Brazilian Cerrado. Viruses 6(4): 1473-1482. <https://doi.org/10.3390/v6041473>.
- Lednický JA. 2003. Hantaviruses, a short review. Archives of Pathology & Laboratory Medicine 127. <https://doi.org/10.5858/2003-127-30>.
- Lemos ERS, D'Andrea PS, Bonvicino CR, Famadas KM, Padula P, Cavalcanti AA, Schatzmayr HG. 2004. Evidence of hantavirus infection in wild rodents captured in a rural area of the state of São Paulo, Brazil. Pesquisa Veterinária Brasileira 24(2): 71-73. <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2004000200004>.
- Lemos ERS, D'Andrea PS. 2014. Trabalho de campo com animais: procedimentos, riscos e biossegurança. Editora Fiocruz, Rio de Janeiro. <https://doi.org/10.7476/9786557080658>.
- Limongi JE, Oliveira RC, Guterres A, Costa-Neto SF, Fernandes J, Vicente LHB, Coelho MG, Ramos VN et al. 2016. Hantavirus pulmonary syndrome and rodent reservoirs in the savanna-like biome of Brazil's southeastern region. Epidemiology and Infection 144(5): 1107-1116. <https://doi.org/10.1017/S095026881500237X>.
- Lucio CS, Gentile R, Cardoso TS, Oliveira Santos F, Teixeira BR, Maldonado Júnior A, D'Andrea PS. 2021. Composition and structure of the helminth community of rodents in matrix habitat areas of the Atlantic forest of southeastern Brazil. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife 15(April): 278-289. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2021.07.001>.
- Maldonado Júnior A, Gentile R, Fernandes-Moraes CC, D'Andrea PS, Lanfredi RM, Rey L. 2006. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. Journal of Helminthology 80(4): 369-375. <https://doi.org/10.1017/JOH2006366>.
- Maldonado Júnior A, Simoes RO, Luiz JS, Costa-Neto SF, Vilela RV. 2020. A new species of physaloptera nematoda: *Spirurida* from *Proechimys gardneri* rodentia: Echimyidae from the amazon rainforest and molecular phylogenetic analyses of the genus. Journal of Helminthology 94. <https://doi.org/10.1017/S0022149X19000610>.
- Medeiros LS, Domingos SC, Azevedo MIND, Peruquetti RC, de Albuquerque NF, D'Andrea PS, Botelho ALM, Crisóstomo CF et al. 2020. Small mammals as carriers/hosts of *Leptospira* spp. in the Western Amazon Forest. Frontiers in Veterinary Science 7 (December): 1-9. <https://doi.org/10.3389/fvets.2020.569004>.
- Nascimento FF, Pereira LG, Geise L, Bezerra AMR, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2011. Colonization Process of the Brazilian Common Vesper Mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): A Biogeographic Hypothesis. Journal of Heredity 102(3): 260-268. <https://doi.org/10.1093/jhered/esr012>.
- Nascimento FF, Lazar A, Menezes AN, Durans AM, Moreira JC, Salazar-Bravo J, D'Andrea PS Bonvicino CR. 2013. The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. PLoS ONE 8(4): e61924. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061924>.
- Olifiers N, Jansen AM, Herrera HM, Bianchi RC, D'Andrea PS, Mourão GM, Gompper ME. 2015. Co-infection and wild animal health: effects of trypanosomatids and gastrointestinal parasites on coats of the Brazilian Pantanal. PLoS ONE 10(12): e0143997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143997>.





- Oliveira RC, Gentile R, Guterres A, Fernandes J, Teixeira BR, Vaz V, Valdez FP, Vicente LHB *et al.* 2014a. Ecological study of hantavirus infection in wild rodents in an endemic area in Brazil. *Acta Tropica* 131: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.11.016>.
- Oliveira RC, Guterres A, Fernandes J, D'Andrea P, Bonvicino CR, Lemos ERS. 2014b. Hantavirus reservoirs: current status with an emphasis on data from Brazil. *Viruses* 6(5): 1929-1973. <https://doi.org/10.3390/v6051929>.
- Oliveira RC, Guterres A, Schrago CG, Fernandes J, Teixeira BR, Zecker S, Bonvicino CR, D'Andrea PS, Lemos ERS. 2012. Detection of the first incidence of *Akodon paranaensis* naturally infected with the Jabora virus strain (Hantavirus) in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 107(3): 424-428. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762012000300020>.
- Oliveira RC, Guterres A, Teixeira BR, Fernandes J, Penna Júnior JM, Oliveira Júnior RJ, Pereira LS, Bosco Júnior J *et al.* 2017. A fatal Hantavirus Pulmonary Syndrome misdiagnosed as dengue: an investigation into the first reported case in Rio de Janeiro State, Brazil. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 97(1): 125-129. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.16-0845>.
- Oliveira RC, Padula PJ, Gomes R, Martinez VP, Bellomo C, Bonvicino CR, Lima DIF, Bragagnolo C *et al.* 2011. Genetic characterization of hantaviruses associated with sigmodontine rodents in an endemic area for Hantavirus Pulmonary Syndrome in Southern Brazil. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 11(3): 301-314. <https://doi.org/10.1089/vbz.2010.0001>.
- Oliveira RC, Teixeira BR, Mello FCA, Pereira AP, Duarte AS, Bonaldo MC, Bonvicino CR, D'Andrea PS, Lemos ERS. 2009. Genetic characterization of a Jukituba-like viral lineage in *Oligoryzomys nigripes* in Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Tropica* 112(2): 212-218. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.07.029>.
- Oliveira Santos F, Teixeira BR, Passos Cordeiro JL, Sousa RHA, Lucio CS, Gonçalves PR, Lemos H, Oliveira RC *et al.* 2018. Expansion of the range of *Necromys lasiurus* (Lund, 1841) into open areas of the Atlantic Forest biome in Rio de Janeiro state, Brazil, and the role of the species as a host of the hantavirus. *Acta Tropica* 188(August): 195-205. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2018.08.026>.
- Pessoa LM, Tavares WC, Neves ACSA, da Silva ALG. 2015. Genus *Thrichomys*. Pp. 989-999. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elia G (Eds.), *Mammals of South America, Rodents* ( ). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Raboni SM, Hoffmann FG, Oliveira RC, Teixeira BR, Bonvicino CR, Stella V, Carstensen S, Bordignon J *et al.* 2009. Phylogenetic characterization of hantaviruses from wild rodents and Hantavirus Pulmonary Syndrome cases in the state of Parana (southern Brazil). *Journal of General Virology* 90(9): 2166-2171. <https://doi.org/10.1099/vir.0.011585-0>.
- Raboni SM, Delfraro A, De Borba L, Teixeira BR, Stella V, Araujo MR, Carstensen S, Rubio G *et al.* 2012. Hantavirus infection prevalence in wild rodents and human anti-hantavirus serological profiles from different geographic areas of South Brazil. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 87(2): 371-378. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2012.11-0762>.
- Rademaker V, Herrera HM, Raffel TR, D'Andrea PS, de Freitas TPT, Abreu UGP, Hudson PJ, Jansen AM. 2009. What is the role of small rodents in the transmission cycle of *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma evansi* (Kinetoplastida Trypanosomatidae)? A study case in the Brazilian Pantanal. *Acta Tropica* 111(2): 102-107. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.02.006>.
- Rocha FL, Roque ALR, Arrais RC, Santos JP, Lima VDS, Xavier SCDC, Cordeiro-Estrela P, D'Andrea PS, Jansen AM. 2013. *Trypanosoma cruzi* TcI and TcII transmission among wild carnivores, small mammals and dogs in a conservation unit and surrounding areas, Brazil. *Parasitology* 140(2): 160-170. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001539>.
- Roque ALR, Jansen AM. 2014. Wild and synanthropic reservoirs of *Leishmania* species in the Americas. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3(3): 251-262. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.08.004>.
- Roque ALR, D'Andrea PS, de Andrade GB, Jansen AM. 2005. *Trypanosoma cruzi*: distinct patterns of infection in the sibling caviomorph rodent species *Thrichomys apereoides laurentius* and *Thrichomys pachyurus* (Rodentia, Echimyidae). *Experimental Parasitology* 111(1): 37-46. <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2005.05.003>.
- Roque ALR, D'Andrea PS, Jansen AM, Duarte ACM, Xavier SCDC, Rocha MG. 2008. *Trypanosoma cruzi* transmission cycle among wild and domestic mammals in three areas of orally transmitted chagas disease outbreaks. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 79(5): 742-749. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2008.79.742>.
- Roque ALR, Xavier SCDC, Gerhardt M, Silva MFO, Lima VS, D'Andrea PS, Jansen AM. 2013. *Trypanosoma cruzi* among wild and domestic mammals in different areas of the Abaetetuba municipality (Pará State, Brazil), an endemic Chagas disease transmission area. *Veterinary Parasitology* 193(1-3): 71-77. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2012.11.028>.
- Rozenal T, Ferreira MS, Guterres A, Mares-Guia MA, Teixeira BR, Gonçalves J, Bonvicino CR, D'Andrea PS, Lemos ERS. 2017. Zoonotic pathogens in Atlantic Forest wild rodents in Brazil: *Bartonella* and *Coxiella* infections. *Acta Tropica* 168: 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.01.003>.
- Silva M, Chame M, Moratelli R. 2020. Fiocruz Biological Collections: strengthening Brazil's biodiversity knowledge and scientific applications opportunities. *Biodiversity Data Journal* 8. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e53607>.
- Simões RO, Gentile R, Rademaker V, D'Andrea PS, Herrera FM, Freitas TPT, Lanfredi R, Maldonado Júnior, A. 2010. Variation in the helminth community structure of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia: Echimyidae) in two sub-regions of the Brazilian Pantanal: the effects of land use and seasonality. *Journal of Helminthology* 84(3): 266-275. <https://doi.org/10.1017/S0022149X09990629>.
- Simões RO, Garcia JS, Costa-Neto SF, Santos MM, Faro MJ, Maldonado Júnior A. 2017. Survey of helminths in small mammals along the aqueduct of the São Francisco River in the Caatinga biome. *Oecologia Australis*. 21(01): 88-92. <https://doi.org/10.4257/oeco.2017.2101.10>.
- Suarez AV, Tsutsui ND. 2004. The value of museum collections for research and society. *BioScience* 54(1): 66-74. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0066:TVOMCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0066:TVOMCF]2.0.CO;2).
- Teixeira BR, Roque ALR, Barreiros-Gómez SC, Borodin PM, Jansen AM, D'Andrea PS. 2005. Maintenance and breeding of *Thrichomys* (Trouessart, 1880) (Rodentia: Echimyidae) in captivity. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 100(6): 527-530. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762005000600005>.
- Teixeira BR, Loureiro N, Strecht L, Gentile R, Oliveira RC, Guterres, A, Fernandes J, Mattos LHBV *et al.* 2014. Population ecology of hantavirus rodent hosts in Southern Brazil. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 91(2): 249-257. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0465>.
- Travassos da Rosa ES, Medeiros DBA, Nunes MRT, Simith DB, Pereira ADS, Elkhoury MR, Lavocat M, Marques AAR *et al.* 2011. Pygmy rice rat as potential host of Castelo dos Sonhos Hantavirus. *Emerging Infectious Diseases* 17(8): 1527-1530. <https://doi.org/10.3201/eid1708.101547>.
- Vilela JF, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2020. The role of cytogenetic variation in *Akodon cursor* species complex speciation (Rodentia: Sigmodontinae). *Heringeriana* 14(1): 1-12. <https://doi.org/10.17648/heringeriana.v14i1.917766>.
- Weksler M, Lemos ERS, D'Andrea PS, Bonvicino CR. 2017. The Taxonomic status of *Oligoryzomys mattogrossae* (Allen 1916) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae), reservoir of Anajatuba Hantavirus. *American Museum Novitates* 2017(May-3880): 1-32. <https://doi.org/10.1206/3880.1>.
- Xavier SCDC, Roque ALR, Bilac D, Araújo VAL, Costa Neto SF, Lorosa ES, Silva LFCF, Jansen AM. 2014. Distantiae transmission of *Trypanosoma cruzi*: a new epidemiological feature of acute Chagas disease in Brazil. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8(5): e2878. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0002878>.

Submitted on: August/25/2021  
Accepted on: January/6<sup>th</sup>/2022



# Phylogenetic, Allometric, and Ecological Factors Affecting Morphological Variation in the Scapula and Humerus of Spiny Rats (Rodentia: Echimyidae)

Jeiel Gabrir Carvalhaes<sup>1,2</sup> · William Corrêa Tavares<sup>3</sup> · Roberto do Val Vilela<sup>1,2</sup> · Paulo Sérgio D'Andrea<sup>1,2</sup>

Accepted: 31 May 2022  
© The Author(s) 2022

## Abstract

Locomotion, as a fundamental function in mammals directly associated with the use of ecological resources, is expected to have anatomical structures functionally committed that evolved under intense selective pressure, possibly carrying specializations for different locomotor habits. Among caviomorph rodents, the family Echimyidae stands out for having the greatest species richness, with relatively well-resolved phylogenetic relationships, wide variation in body mass, and remarkable diversity of locomotor habits, including arboreal, scansorial, semi-aquatic, semifossorial, and terrestrial forms. Thus, Echimyidae constitutes a promising model for understanding how phylogenetic, allometric, and ecological factors affect the evolution of postcranial structures directly linked to locomotor function. We investigated the influence of these three factors on scapular and humeral morphological variation in 38 echimyid species using two-dimensional geometric morphometry and phylogenetically informed comparative methods. Scapular and humeral shape variation had a low correlation with body mass and structure size, conveying a small or negligible allometric effect. Conversely, a significant moderate to strong phylogenetic signal was detected in both structures, suggesting that an important part of their morphometric variation results from shared evolutionary history. Notably, morphological variation of the scapula was extensively structured by phylogeny, without the marked influence of locomotor habits, suggesting that its shape may be a suitable taxonomic marker. Finally, locomotor habits were important in structuring the morphological variation of the humerus. Our results suggest that the morphologies of the scapula and humerus, despite being anatomically and functionally interconnected, were differentially shaped by ecological factors associated with locomotor habits.

**Keywords** Caviomorpha · Geometric morphometrics · Ecomorphology · Postcranial variation

## Introduction

Locomotion is a fundamental ability of animals, necessary for an extensive variety of actions, such as foraging, searching for partners or shelter, and escaping from predators. Locomotion can take several forms, depending on the environment, including swimming, crawling, walking, as well as some more idiosyncratic mechanisms, such as jumping, brachiation, and digging (Ijspeert 2002). Since the variation in the performance of these actions directly affects the fitness of individuals, natural selection is expected to act on any phenotypic traits related to locomotion (Irschick and Garland 2001; Orr 2009). Because of this, the study of locomotion has always played a significant role in adaptation discussions (Bennett and Huey 1990; Garland and Losos 1994; Dickinson et al. 2000; Irschick and Garland 2001; Pough et al. 2008; Shaw 2020). On a microevolutionary scale,

✉ Roberto do Val Vilela  
roberto.vilela@hotmail.com

<sup>1</sup> Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz (IOC/Fiocruz), Avenida Brasil 4365, Manguinhos, Rio de Janeiro, RJ, Brazil  
<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde, Fiocruz, Instituto Oswaldo Cruz (PPGBS-IOC/Fiocruz), Avenida Brasil 4365, Manguinhos, Rio de Janeiro, RJ, Brazil  
<sup>3</sup> Núcleo Multidisciplinar de Pesquisa Em Biologia (NUMPEX-Bio), Universidade Federal Do Rio de Janeiro, Campus Duque de Caxias Professor Geraldo Cidade, Rodovia Washington Luiz, Km 104,5, Santa Cruz da Serra, Duque de Caxias, Rio de Janeiro, Brazil

these discussions helped to understand the causes and consequences of individual variation on animal movement (Scales and Butler 2016; Shaw 2020), while on a macroevolutionary scale, these studies helped to elucidate the relationships between the shape of structures and their functions (Irschick and Garland 2001; Scales and Butler 2016), shedding light on the origin and diversification of specialized locomotor habits.

The emergence of distinct locomotor habits from a generalist ancestor often occurs via natural selection, resulting in improved use of available environmental resources and niche partitioning. It is estimated that terrestrial generalist locomotion was present in the ancestor of rodents (Lovegrove and Mowoe 2014; Hedrick et al. 2020), the largest group of living mammals, and has persisted in most of its descendants (Galewski et al. 2005; Hedrick et al. 2020). Consequently, and also due to their small body mass, most rodents, especially muroids, have only subtle morphological specializations for different locomotion strategies (Elissamburu and Vizcaíno 2004; Weisbecker and Schmid 2007; Coutinho et al. 2013; Coutinho and Oliveira 2017; Hedrick et al. 2020). On the other hand, some lineages have acquired specialized habits, with extreme examples that include gliding in flying squirrels (Pteromyini) and scaly-tailed squirrels (Anomaluridae), burrowing in mole-rats (Bathyergidae), swimming in beavers (Castoridae), and jumping in kangaroo rats (Dipodomysinae). In all these extreme cases, the acquisition of locomotor specializations was associated with the origin of marked behavioral, physiological, and/or morphological adaptations (Irschick and Garland 2001; Edut and Eilam 2003; Samuels and Van Valkenburgh 2008).

Natural selection also seems to have played a crucial role in the locomotor diversification of caviomorphs, the first rodents to colonize South America, in the middle Eocene, when this continent was isolated from the others (Antoine et al. 2012; Boivin et al. 2018; Arnal et al. 2020). In these animals, different bone structures such as skull, mandibles, vertebrae, humeri, carpi, metacarpi, pelvis, femora, tarsi, and metatarsi exhibit signs of adaptation to locomotor niches (Morgan and Verzi 2011; Morgan and Álvarez 2013; Candela et al. 2017; Carvalhaes et al. 2019; Tavares and Pessôa 2020; Álvarez et al. 2021; Netto and Tavares 2021). It is notable that in caviomorphs, the morphological adaptations of the appendicular skeleton to different locomotion strategies have become expressively more pronounced than in muroids, providing valuable ecomorphological markers even for paleontological reconstructions of life habits of already extinct species (Weisbecker and Schmid 2007; Candela and Picasso 2008; Olivares et al. 2020; Tavares and Pessôa 2020).

In addition to reflecting functional specializations (Smith and Savage 1955; Hildebrand and Goslow 2006; Polly 2007; Tague 2020), part of the variation in the shape of the

appendicular skeleton is expected to be explained by its phylogenetic history (Morgan 2009; Morgan and Álvarez 2013; Martín-Serra et al. 2014; Gaudioso et al. 2020). It is important to consider that the phylogenetic component of morphological variation does not necessarily carry adaptive traits and may be the result of neutral evolution (Duret 2008; Kern and Hahn 2018). In addition, body size and/or bone structure size may also explain some variation in shape, because of evolutionarily conserved allometric constraints or structural rearrangements required to support body weight (Milne et al. 2009; Campione and Evans 2012; Walmsley et al. 2012; de Oliveira and Santos 2018). Therefore, attempts to identify locomotor adaptations should not disregard the possible existence of phylogenetic structuring and allometric effects on morphological variation. Thus, it is useful to compare forms in unrelated organisms that share similar strategies of environment use due to evolutionary convergence. This approach, when considering the phylogenetic history of the lineages investigated, has bolstered ecomorphological studies as it elucidates the evolutionary associations between forms, their functional properties, and their interactions with the environment (Galewski et al. 2005; Fabre et al. 2013a, 2017; Álvarez et al. 2017; Courcelle et al. 2019).

Given their extensive taxonomic diversity and disparate morphological evolution, associated with disparate morphological evolution associated with different locomotor habits, and availability of a reasonable phylogenetic framework based on molecular data (Fabre et al. 2013a; 2017; Álvarez et al. 2017; Courcelle et al. 2019), the family Echimyidae Gray, 1825 (spiny rats, nutria, and hutias) is an excellent group of caviomorphs to investigate morphological specializations in the appendicular skeleton (Elissamburu and Vizcaíno 2004; Seckel and Janis 2008; Morgan 2009; Morgan and Álvarez 2013; Tavares et al. 2020). There are approximately 100 species and 32 genera of living echimyids (Lacher et al. 2016; Burgin et al. 2018; Emmons and Fabre 2018), currently divided into four subfamilies: Capromyinae Smith, 1842 (exclusively Caribbean), Carterodontinae Courcelle, Tilak, Leite, Douzery, and Fabre, 2019, Euryzomatomyinae Emmons, 2005 and Echimyinae Gray, 1825, the latter comprising two tribes: Echimyini Gray, 1825 and Myocastorini Ameghino, 1902 (Courcelle et al. 2019). Continental echimyids (all lineages except Capromyinae) probably evolved to both arboreal and semi-terrestrial habitats twice each, as well as once to a semi-aquatic habitat. The presumed ancestral terrestrial habitat is retained as sympleiomorphic in two extant lineages (Galewski et al. 2005; Fabre et al. 2013a; Courcelle et al. 2019). In addition, a clade may explore arboreal and shrub substrates and climb rocks, as well as move frequently on the ground, which is often classified as scansorial (Neves 2003; Hildebrand and Goslow 2006; Weisbecker and Schmid 2007; Karantanis 2017). It has been pointed out that the evolution of these

different modes of locomotion in the Miocene, especially the acquisition of the arboreal habit, was a key factor in the origin of the remarkable echimyid species richness because it allowed access to a wide range of ecological resources previously unused by other rodents in South America, except erethizontids (Fabre et al. 2013a).

Generally, among mammals, the scapular appendicular skeleton concentrates some of the osteological structures that most intensely reflect locomotor specializations (Szalay and Sargis 2001; Polly 2007; Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013; Pérez et al. 2021). Previous studies on caviomorphs, including some genera of echimyids, have shown that the morphology of part of their forelimbs, specifically humeri, ulnae, carpals, and metacarpals (Candela and Picasso 2008; Morgan and Verzi 2011; Morgan and Álvarez et al. 2013; Tavares et al. 2020), carries strong specializations associated with different locomotor habits. Contrarily, the shape of the scapulae of caviomorphs mostly reflects the phylogenetic history of the species, with no evidence of marked functional specializations (Morgan 2009). Considering the functional interdependence between scapula and humerus, it is notable that the evolution of these structures responds so differently to the functional demands imposed by different locomotor habits.

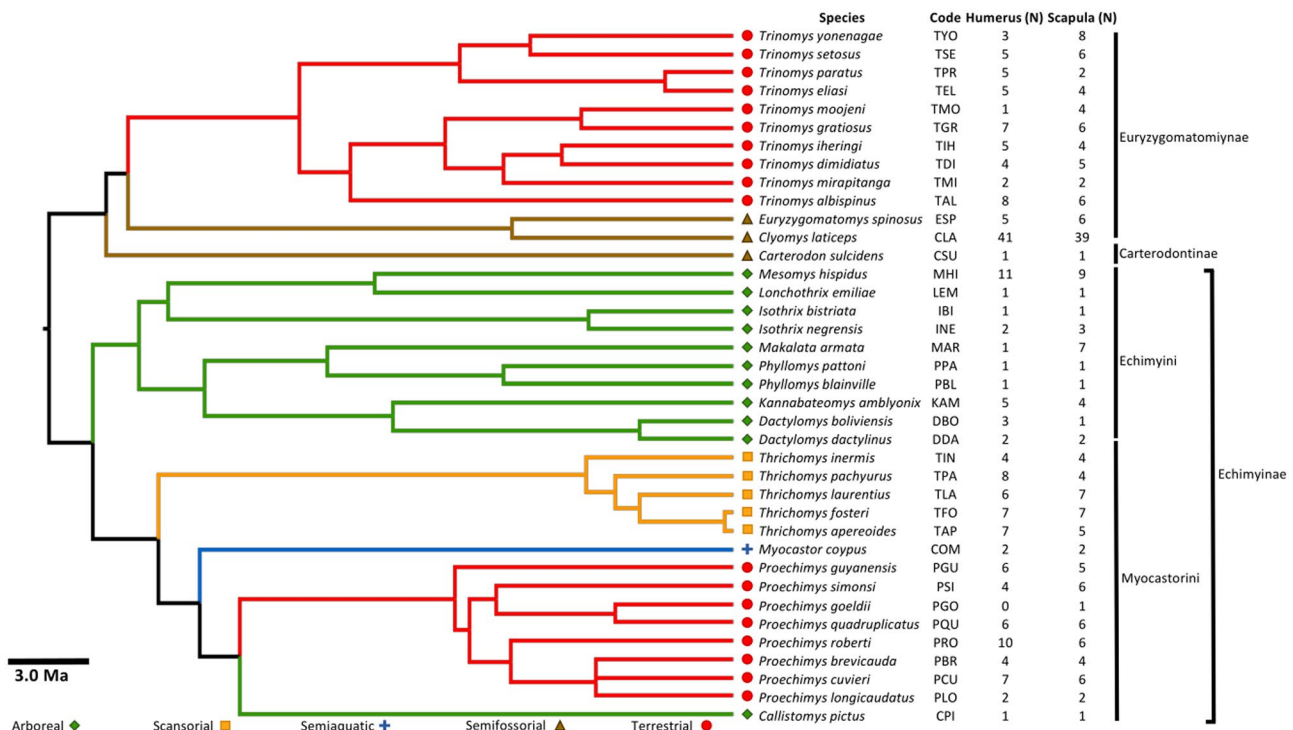
In the present study, our main goal was to understand how historical, allometric, and functional factors associated with

locomotion shaped the evolution of the scapula and humerus morphology throughout the extraordinary phylogenetic and ecological diversification of the Echimyidae. Indirectly, our investigation will be a resource for studies that require functional and phylogenetic markers in the morphology of the postcranial skeleton of echimyids, with potential utility for other caviomorphs and rodents.

## Material and Methods

### Specimens and Taxa Examined

For this study, we captured images of a total of 186 scapulae and 181 humeri of 236 echimyids, belonging to 38 species, distributed in 15 genera (Figure 1, Online Resource 1). All specimens analyzed were intact and without damage or abnormalities that could prevent the digitalization of anatomical landmarks. Since none of the structures used presents sexual dimorphism in rodents (Coutinho et al. 2013; Coutinho and Oliveira 2017), we grouped individuals of both sexes in all analyses. Only adult individuals were used, all identified by having the fourth premolar and the three molars erupted, thus avoiding the inclusion of ontogenetic variation (Pessôa and Reis 1991; Leite 2003; Tavares and Pessôa 2010; Tavares et al. 2016). The species examined



**Fig. 1** Phylogenetic tree and species list used as a framework for comparative analysis, highlighting locomotor habits and main clades. Green = arboreal, yellow = scansorial, blue = semiaquatic, brown = semi-fossorial, red = terrestrial. Adapted from Álvarez et al. (2017)



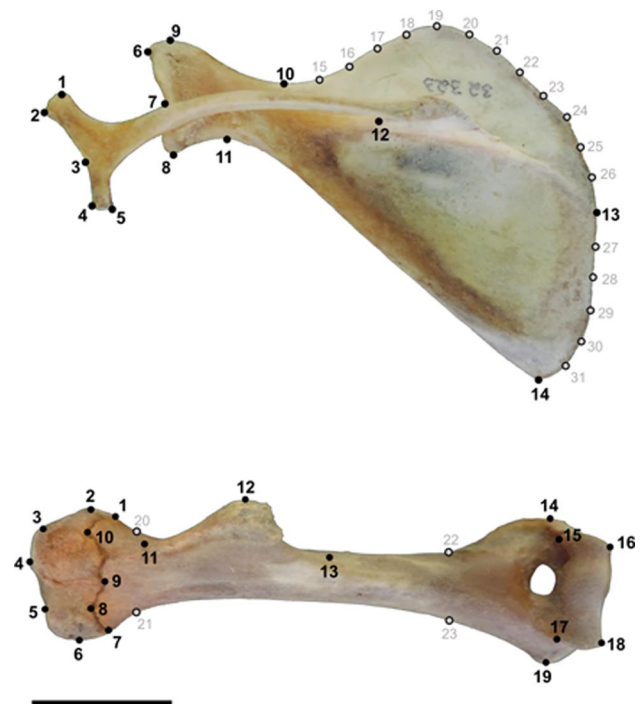
were allocated into five locomotor habits (terrestrial, semi-fossorial, semi-aquatic, arboreal, and scansorial) as per the literature (Galewski et al. 2005; Fabre et al. 2013a; Emmons et al. 2015a; Hannibal et al. 2019). Although some authors classify *Thrichomys* Trouessart, 1880 species as terrestrial (Galewski et al. 2005; Neves and Pessôa, 2011; Olivares et al. 2012; Tavares et al. 2018; Carvalhaes et al. 2019; Courcelle et al. 2019), we considered them as scansorial, following other studies (Lacher and Alho 1989; Weisbecker and Schmid 2007; Patterson and Velasco 2008) and because *Thrichomys* has also been captured in trees (Hannibal et al. 2019). The specimens examined are deposited in the collections of the Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Reservatórios Silvestres (LABPMR), the Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), and the Universidade Federal da Paraíba (UFPB) (Appendix 1).

### Obtaining Morphometric Data

Morphological variation was assessed by two-dimensional morphometry based on digital photographs. The images of the structures were captured only by one author (JGC), with a SONY P520 digital camera with 16-megapixel resolution, positioned at a standard distance of 5 centimeters from the photographic plane. The structures were placed in a container containing dark sand to minimize shadows, and a grid-scale of 1x1 centimeter, subdivided into millimeters, was added.

The two-dimensional morphological landmarks were mostly based on previous studies of the scapula (Morgan 2009) and the humerus of caviomorph rodents (Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013), seeking to capture the maximum morphological variation observed during specimen handling and respecting the criteria of homology, consistency of relative position, repeatability, and coplanarity (Zelditch et al. 2004). We digitized 31 morphological characters for the scapula, including 14 landmarks and 17 semilandmarks; we digitized 23 morphological characters for the humerus, including 19 landmarks and 4 semilandmarks (Fig. 2; Table 1). All landmarks and semilandmarks were digitized by the same person, the author JGC (Online Resources 2 and 3). Specimens and their respective data used in analyses with the MorphoJ program can be found in Online Resource 4.

The digitized images were gathered and organized using the program tps-Util v. 1.78 (Rohlf 2019), and the anatomical landmarks were digitized with the program tps-Dig v. 2.31 (Rohlf 2017). The coordinates obtained from the anatomical landmarks were processed in the MorphoJ program (Klingenberg 2011), where General Procrustes Analysis Superimposition



**Fig. 2** Anatomical structures of this work: scapula and anterior view of the humerus showing the location of landmarks in the main anatomical features. Scale bars = 2 cm

was performed to remove variation not corresponding to shape (size, position, and orientation; Debat et al. 2000).

Mean centroid size and Procrustes coordinates were calculated for each species examined and used in subsequent analyses. In addition, to each species, we assigned a mean body mass value obtained from the label of the examined specimens or the literature (Bonvicino et al. 2008).

### Phylogenetically-informed Comparative Analyses

Despite the robust phylogeny proposed by Courcelle et al. (2019), in this study we used the phylogenetic framework of the calibrated phylogenetic tree obtained by Álvarez et al. (2017), through Bayesian Inference based on four mitochondrial and five nuclear genes, as it includes a more extensive taxonomic coverage. Using the program TreeGraph 2 (Stöver and Müller 2010), we made manual edits to the tree of Álvarez et al. (2017) to include four species not included in it (Fig. 1, Online Resource 5). While including species within the genus *Proechimys* Allen, 1899, we assumed that the currently recognized species groups are reasonable proxies to their phylogeny (Patton and Leite, 2015). Thus, *P. cuvieri* Petter, 1978 was included in a polytomic clade containing *P. brevicauda* (Günther, 1876) and *P. longicaudatus* (Rengger, 1830) and split at 5.39 Ma (Álvarez et al. 2017), as they are all allocated in the *longicaudatus* group. *Proechimys goeldii* Thomas, 1905 was inserted as sister to *P. quadruplicatus* Hershkovitz, 1948, as both belong to the *goeldii* group (Patton and Leite 2015).

**Table 1** Description of the landmarks used on the scapula and humerus in this work

Landmark	Scapular landmarks
1	Upper tip of the coracoid process
2	Dorsal tip of metachromium or most ventral point along tip of scapular spine when no metachromium is evident
3	Central point between the upper and lower coracoid process
4	Ventral tip of metacromion or ventralmost point along scapular spine tip when no metacromion is evident
5	Lower tip of the coracoid process
6	Anterior tip of the coracoid process
7	Central point between the tip of the coracoid process and the most ventral point at the tip of the glenoid fossa
8	Ventral most point on tip of glenoid fossa
9	Posterior tip of the coracoid process
10	Point of maximum curvature along upper scapular neck margin
11	Point of maximum curvature along lower scapular neck margin
12	Union between spine and blade (point of max. concavity on greater scapular notch)
13	Intersection between vertebral border and base of scapular spine
14	Lowest point of the lower angle of the scapula
15–26	Semilandmarks that outline the upper margin of the scapula
27–31	Semilandmarks that outline the medial margin of the scapula
Landmark	Humeral landmarks
1	Suture between diaphysis and proximal epiphysis on the lateral side
2	Extreme ventrolateral point of greater tuberosity
3	Dorsalmost point of greater tuberosity
4	Proximal extremity of humeral head
5	Dorsalmost point of lesser tuberosity
6	Most extreme point of the minor tuberosity
7	Suture between diaphysis and proximal epiphysis on the medial side
8	Proximal extremity of the contact of the great tuberosity with the diaphysis
9	Distal extremity of the contact of the great tuberosity with the small tuberosity
10	Meeting of the proximal extremity of the intertubercular sulcus with the small tuberosity
11	Beginning of the deltoid process
12	Most extreme point of the deltoid process
13	End of deltoid process
14	Most extreme point on lateral epicondyle
15	Dorsolateral extreme of capitulum
16	Ventrolateral extreme of capitulum
17	Dorsomedial extreme of trochlea
18	Ventromedial extreme of trochlea
19	Most extreme point on medial epicondyle
20–23	Semilandmarks that delimit both ends of the diaphysis

Given the absence of an estimated date for the divergence of *P. goeldii*, its branch was arbitrarily inserted halfway along the branch length separating its sister taxon, *P. quadruplicatus*, and its next most closely related taxon included in the backbone phylogeny, *P. simonsi*. We included *Trinomys mirapitanga* Lara, Patton, and Hingst, 2002 as sister to the clade formed by *T. iheringi* (Thomas, 1911) and *T. dimidiatus* (Günther, 1876) following Lara et al. (2002). Given the absence of an estimate date for the divergence of *T. mirapitanga*, its branch was arbitrarily inserted halfway along the branch length separating its sister taxa, *T. iheringi* and *T. dimidiatus*, and their next most

closely related taxa included in the backbone phylogeny, *T. graciosus* (Moojen 1948). We inserted *T. moojeni* (Pessôa, Oliveira, and Reis, 1992) as sister to *T. graciosus*, diverging at 5.9 Ma (Tavares et al. 2015).

Aiming to understand the allometric effect on scapular and humeral shape in Echimyidae, phylogenetically informed regressions (phylogenetic generalized least squares – PGLS) was employed to test the correlation between body mass, centroid size, and Procrustes coordinates (Freckleton et al. 2002; Revell 2009, 2010). Residuals from regressions between centroid size and Procrustes variables were

obtained and used in subsequent analyses to ensure the absence of allometric effect on analyses of shape variation (Revell 2009, 2010). Given the exceptionally large size of *Myocastor coypus* Molina, 1782 compared to other echimyids, the PGLS tests of correlation between body mass, centroid size and shape were run with two sets of data: including *Myocastor* and excluding this taxon.

Phylogenetically informed principal component analyses (pPCA) based on matrices of variance and covariance were implemented on the residuals of the Procrustes variables enabling the identification of the major sources of variation in the shape of the scapula and humerus of echimyids (Revell 2012). A broken-stick model was applied to determine the number of pPCs to be used in the subsequent analysis. The figure containing the pPC values resulting from the broken stick model is available as Online Resource, (6). For each structure examined – i.e., scapula and humerus – the scores of each species along the informative pPCs according the broken-stick model were projected onto phylomorphospaces reconstructed by Maximum Likelihood.

Seeking to estimate the phylogenetic effect on the morphometric variation, the phylogenetic signal in shape variation was quantified and tested using Blomberg's method (Blomberg et al. 2003; Adams 2014) with 10,000 permutations (Klingenberg and Gidaszewski 2010). Blomberg's K-statistic quantifies the intensity of phylogenetic signals with values equal to or close to 1.0 when phenotypic variation is well explained by the Brownian motion model; with values greater than 1.0 when phenotypic attributes are phylogenetically more structured than expected by Brownian motion, and with values close to 0 in the absence of phylogenetic structure in phenotypic variation. K-statistics were estimated for the variation in the shape of each structure, as a whole using the multivariate approach of Adams (2014;  $K_{\text{multi}}$ ), and separately for each informative pPC using the conventional approach of Blomberg et al. (2003).

Morphometric differentiation among locomotor habits considering the phylogenetic history of taxa, reflecting possible morpho-functional specializations, was tested using phylogenetic ANOVA and MANOVA (phyANOVA and phyMANOVA) on species scores informative pPCs (Garland et al. 1993), run with 10,000 permutations. The phyANOVA,

phyMANOVA, pPCA, PGLS, and phylomorphospace reconstruction were employed using the packages Geomorph 4.0 (Adams et al. 2021) and phytools (Revell 2012) in R computational environment R Core Team version 4.1.2 (R Core Team, 2021).

## Results

### Correlations Between Body Mass, Scapular and Humeral Size and Shape

Body mass was strongly correlated with humeral and scapular centroid sizes but not with the shapes of these structures (Table 2), regardless of whether *Myocastor* was included in the analysis. The centroid size of the scapular and humerus varied between *Carterodon sulcidens* Lund, 1838, *Lonchothrix emiliae* Thomas, 1920, and *Mesomys hispidus* Desmarest, 1817, with the smallest values, and *Myocastor coypus* with the largest value.

### Variation in the Shape of the Scapula

The overall variation of scapular shape had low although significant phylogenetic signal ( $K_{\text{multi-scapula}} = 0.488$ ;  $p < 0.001$ ), with no significant influence of locomotor habit ( $F < 4.6$ ;  $p > 0.321$ ; Table 3). The broken-stick model found that only the first four pPCs summarized more information than expected at random, accounting altogether for 79.4% of all scapular measured variation (Table 3). Strong and highly significant phylogenetic signal was found in species distribution along pPC1<sub>scapula</sub> and pPC2<sub>scapula</sub>, while weaker phylogenetic signal was found in pPC4<sub>scapula</sub> and non-significant phylogenetic signal was reported for pPC3<sub>scapula</sub>. Although along pPC1<sub>scapula</sub> and pPC4<sub>scapula</sub> species with different locomotor habits tended to occupy different regions of morphospace, phyANOVA did not find significant, phylogenetically independent differences between locomotor habits in any of the four major axes of variation. The variation summarized by the first two main components is described in detail below, as they are the only ones to present a strong and highly significant phylogenetic signal. The distribution

**Table 2** Allometric analyses with phylogenetic generalized least squares (PGLS) for the scapula and humerus performed including and excluding the genus *Myocastor*

		Centroid size vs. body mass		Procrustes coordinates vs. centroid size		Procrustes coordinates vs. body mass	
		R <sup>2</sup>	p	R <sup>2</sup>	p	R <sup>2</sup>	p
Including <i>Myocastor</i>	Scapula	<b>0.846</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.046	0.116	0.039	0.200
	Humerus	<b>0.886</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.013	0.818	0.026	0.446
Excluding <i>Myocastor</i>	Scapula	<b>0.619</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.026	0.427	0.041	0.199
	Humerus	<b>0.722</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.024	0.575	0.019	0.744

**Table 3** Comparative analyses phylogenetically informed with pPC scores, including phylogenetic signal, MANOVA (without phylogenetic information), and phyMANOVA (with phylogenetic information)

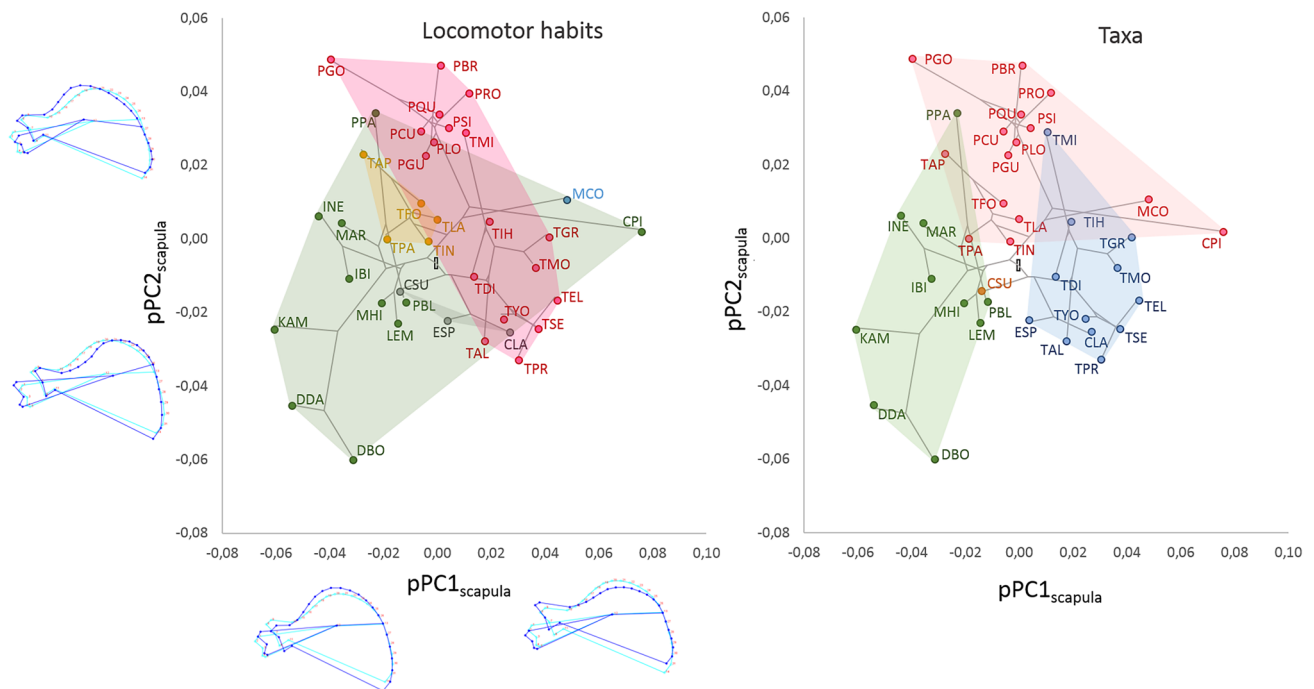
	Explained variance	Phylogenetic signal		ANOVA/MANOVA		
		K	<i>p</i>	F	<i>p</i>	<i>p</i> (phylo)
all.shape.scapula	100%	0.488	< 0.001	2.631	< 0.001	0.983
pPC1 <sub>scapula</sub>	29.808%	0.769	< 0.001	4.546	0.005	0.321
pPC2 <sub>scapula</sub>	22.159%	1.063	< 0.001	2.211	0.089	0.628
pPC3 <sub>scapula</sub>	19.389%	0.304	0.455	0.544	0.704	0.960
pPC4 <sub>scapula</sub>	8.019%	0.625	0.005	4.644	0.004	0.311
all.shape.humerus	100%	0.908	< 0.001	8.759	< 0.001	0.014
pPC1 <sub>humerus</sub>	54.693%	1.673	< 0.001	15.845	< 0.001	0.012
pPC2 <sub>humerus</sub>	16.858%	0.880	< 0.001	8.013	< 0.001	0.090

Phylogenetic signal estimates and F-statistics are provided for the most expressive phylogenetic principal components of each analyzed dataset. Abbreviations: K = Blomberg's K; F = F-statistics; *p* = *p*-value

of taxa along the morphospace formed by pPC3<sub>scapula</sub> and pPC4<sub>scapula</sub> can be found in Online Resource, (7).

The high pPC1<sub>scapula</sub> scores represented scapulae with narrow supraspinous and infraspinous fossae, long scapular spine, cranially projected coracoid process and infraglenoid tubercle, elongated coracoid process, and a narrow region between acromion and metacromion (Figure 3). Low pPC1<sub>scapula</sub> scores represented the opposite morphological conformation for these characters. The highest pPC1<sub>scapula</sub> value was found in *Callistomys* Emmons and Vucetich,

1998, while the lowest one was in *Kannabateomys* Jentink, 1891. It is noteworthy that most major clades were cohesively distributed along the pPC1<sub>scapula</sub>, reflecting strong phylogenetic signal ( $K = 0.769$ ;  $p < 0.001$ ). Echimyini had lower scores, while Euryzygomatomyinae had higher scores. Myocastorini exhibited a wide distribution, with *Callistomys* and *Myocastor* sharing the highest scores; most Proechimys and *Thrichomys* had intermediate scores, except for *P. goeldii* and *T. apereoides* Lund, 1839, with low scores.



**Fig. 3** Phylogenetic principal components analysis (pPCA) of the scapulae. Dark blue wireframes show changes in shape, while light blue wireframes show the average shape. Minimal convex polygons: Left, the distribution of each locomotor habit in mor-

phospace: green = arboreal, yellow = scansorial, blue = semi-aquatic, gray = semi-fossorial, red = terrestrial. Right, the distribution of each taxon in morphospace: green = Echimyini, blue = Euryzygomatomyinae, red = Myocastorini, orange = Carterodontinae



*Carterodon* Waterhouse, 1848 overlapped with *Thrichomys* and *Echimyini*, with intermediate scores.

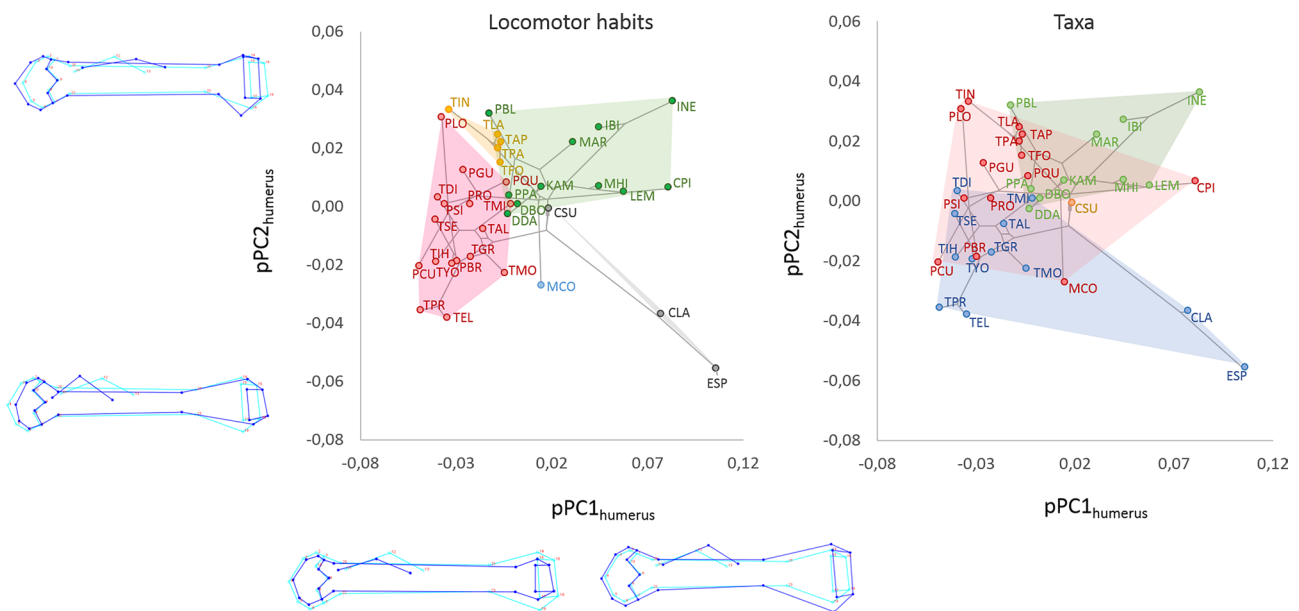
The High  $pPC2_{scapula}$  scores represented scapulae with a relatively expanded supraspinous fossa and reduced infraspinous fossa, supraspinous fossa more developed in its cranial region and retracted at the vertebral border, scapular spine short and caudally inclined, coracoid process and infraglenoid tubercle cranially projected, elongated coracoid process, and narrowing of the region between the acromion and metacromion (Figure 3). The low  $pPC2_{scapula}$  scores represented the opposite morphological conformation. The highest  $pPC2_{scapula}$  value was found in *P. goeldii*, while the lowest was in *Dactylomys boliviensis* Anthony, 1920. It is noteworthy that most major clades were cohesively distributed along  $pPC2_{scapula}$ , reflecting the strong phylogenetic signal ( $KPC2_{scapula} = 1.063$ ;  $p < 0.001$ ). Echimyini, especially the bamboo specialist clade, Carterodontinae, and Euryzygomatomiinae shared mostly low scores, while Myocastorini exhibited mostly high scores, with *P. goeldii* and *P. brevicauda* sharing the highest scores. However, most *Thrichomys* had intermediate scores, except for *T. aperioides*. (Fig. 3).

### Variation in the Shape of the Humerus

The overall variation of humeral shape had strong and significant phylogenetic signal ( $K_{multi-humerus} = 0.908$ ;  $p < 0.001$ ), and strong and significant influence of locomotor habits (F

$= 8.759$ ;  $p = 0.014$ ). The broken-stick model found that the first two  $pPCs$  summarized more information than expected at random, accounting altogether for 71.5% of all humeral measured variation (Table 3). Strong and highly significant phylogenetic signal was found in species distribution along both axes. Although along both  $pPC1_{humerus}$  and  $pPC2_{humerus}$  species with different locomotor habits tended to occupy different regions of morphospace, phyANOVA found significant, phylogenetically independent differences between locomotor habits only along  $pPC1_{humerus}$ .

The high  $pPC1_{humerus}$  scores represented humeri with an elongated diaphysis, reduced epiphyses, poorly developed and proximally positioned deltoid tuberosity (Fig. 4). The low  $pPC1_{humerus}$  scores represented the opposite morphological conformation. The highest  $pPC1_{humerus}$  value was found in *Euryzygomatomys spinosus* Fischer, 1814 while the lowest was in *Proechimys cuvieri*. Despite the overlap between tribes and subfamilies along  $pPC1_{humerus}$ , the variation of scores along this axis denoted a strong signal ( $K = 1.673$ ;  $p < 0.001$ ). Notably, some taxa were strongly cohesive along with this axis: *Proechimys*, with low scores in most species; Echimyini, with high scores in most species; *Thrichomys*, with intermediate scores in most species; *Trinomys* Thomas, 1921, with intermediate to low scores; and the clade formed by *Clyomys* Thomas, 1916 and *Euryzygomatomys* Goeldi, 1901, with some of the highest scores. It is also noteworthy that some locomotor habits differed along  $pPC1_{humerus}$ , showing that the distribution of species in the morphospace



**Fig. 4** Analysis of phylogenetic principal components (pPCA) of the humerus. Dark blue wireframes show changes in shape, while light blue wireframes show the average shape. Minimal convex polygons: Left, the distribution of each locomotor habit in mor-

phospace: green = arboreal, yellow = scansorial, blue = semi-aquatic, gray = semi-fossorial, red = terrestrial. Right, the distribution of each taxon in morphospace: green = Echimyini, blue = Euryzygomatomyinae, red = Myocastorini, orange = Carterodontinae

is strongly structured by locomotor habits, as found in the phyANOVA results ( $F = 15.845$ ;  $p = 0.012$ ). The semi-fossorial and most arboreal echimyids had high  $pPC1_{\text{humerus}}$  values while terrestrial echimyids had low scores. Most scansorial scores were intermediate between arboreal and terrestrial along  $pPC1_{\text{humerus}}$ . The high  $pPC2_{\text{humerus}}$  scores represented humeri with a rounded and proximally projected head, deltoid tuberosity retracted and positioned in the medial region of the diaphysis, short distal epiphysis, a more elongated mid-laterally trochlea, more developed medial epicondyle, and less developed lateral epicondyle. The low  $pPC2_{\text{humerus}}$  scores represented the opposite morphological conformation. The highest  $pPC2_{\text{humerus}}$  value was found in *Isothrix negrensis* Thomas, 1920 while the lowest was in *Euryzygomatomys*. It is noteworthy that some of the major clades have differentiated along  $pPC2_{\text{humerus}}$ , reflecting strong phylogenetic signal ( $K = 0.880$ ;  $p < 0.001$ ), with Echimyini showing high scores, Euryzygomatomyinae low scores, Carterodontinae intermediate score, and Myocastorini with a wide distribution along this axis. The distribution of scores along  $pPC2_{\text{humerus}}$  was not significantly structured by locomotor habits according to phyANOVA ( $F = 8.014$ ;  $p = 0.090$ ); however, it was noticeable that some arboreal and scansorial species stood out by having relatively high scores, while the semi-fossorial genera *Euryzygomatomys* and *Clyomys* stood out with some of the lowest scores. Part of the terrestrial echimyids, mainly *Proechimys*, overlapped the arboreal ones with intermediate scores. Most species of the genus *Trinomys* had lower scores than the *Proechimys* species. The semi-aquatic *Myocastor* also had low  $pPC2_{\text{humerus}}$  scores (Fig. 4).

## Discussion

### Allometric Effects on the Shape of the Scapula and Humerus

The evolution of body size and its allometric consequences on shape have played an important role in ecomorphological diversification in different mammalian taxa, such as artiodactyls, carnivores, primates, and rodents (Marroig and Cheverud 2005; Renaud et al. 2006; Meloro and Raia 2010; Raia et al. 2010; Meloro et al. 2015). Indeed, locomotor specialization through adaptive evolution may be achieved through an allometric change of shape and proportions (Schmidt-Kittler 2002, 2006; Meloro et al. 2015; Sansalone et al. 2018). Often body size and mass are correlated with several morphological, physiological, and life history characteristics in mammals (Biknevicius et al. 1993; Biknevicius 1999; Millien and Bovy 2010; Tavares and Pessôa 2020; Netto and Tavares 2021) and variation in body size is usually associated with biomechanical properties that influence

the morphology and function of the appendicular skeleton (Biewener 2000; Morgan 2009). However, our results show a weak or negligible allometric effect on the shape of the scapula and humerus of echimyids (Table 3).

Our results are congruent with previous studies showing a low or negligible allometric effect on scapular shape variation of small eutherian mammals, such as bats (Gaudio et al. 2020) and sciuriform (Wölfer et al. 2019) and caviomorph rodents (Morgan 2009). Even in sciuriform rodents, where this effect is shown to be somewhat more pronounced than in bats and caviomorphs, only 8.4% of the total variation in scapular shape is explained by variation in body mass (see Table S3 in Wölfer et al. 2019). The allometric effect on the scapula of didelphid marsupials is greater than that found in the eutherian small mammals, being more pronounced in larger species (Astúa 2009). The infraspinous fossa tends to be disproportionately more expanded in didelphids of greater body mass (Astúa 2009). Unlike didelphids, echimyids, as well as other caviomorph and sciuriform rodents (Morgan 2009; Wölfer et al. 2019), tend to have a relationship between body size and infraspinous and supraspinous fossae sizes close to isometric. All these observations suggest absence of a generalized and conserved allometric pattern in the scapula of small therian mammals, although further studies are needed to verify this hypothesis.

Regarding the humerus, the relationship between body mass and diaphysis circumference remains highly conserved among the major clades of Mammalia, suggesting that the shape of the diaphysis of this weight-bearing bone is only weakly influenced by compressive forces on the limbs (Campione and Evans 2012). Concurrently, Christiansen (1999) found that mammals, on average, do not have limb bones that are disproportionately thicker or shorter than predicted for their body mass. On the other hand, studies restricted to medium and large sized mammals, such as felids and xenarthrans, show that the effect of body size and mass on the architecture of the humerus, especially its epiphyses, can be more evident (Milne et al. 2009; Walmsley et al. 2012; de Oliveira and Santos 2018). In contrast to these findings, among small mammals, the allometric effect is less common among small mammals. Although this effect has already been reported for moles (Sansalone et al. 2018), it should be considered that this the latter is a group with a highly specialized burrowing habit, and thus, the allometric effect may be enhanced by interaction with biomechanical demands of digging (Sansalone et al. 2018). Among muroid and geomyoid rodents, which are far more generalist than moles, this effect was shown to be small, although some sampling bias may have existed (Hedrick 2020). Similarly, in caviomorph rodents, the allometric effect on humerus shape has repeatedly been shown to be very low or negligible (Casinos et al. 1993; Fernández et al. 2000; Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013). An exception is reported for octodontids, in which the diaphysis length and

thickness scale isometrically, but the position and size of the deltoid tuberosity scale with positive allometry, although the correlation between deltoid tuberosity and forelimb size is low (Pérez et al. 2021).

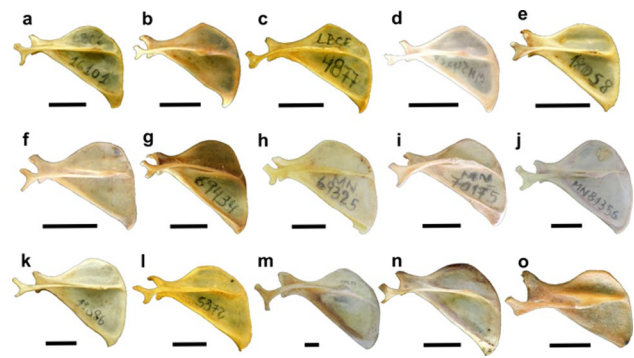
The allometric effect concentrated in the humeral epiphyses of large mammals may be the result of specific functional demands for support and propulsion of their large body mass since these regions are among the main areas of insertion and muscle origin of the forelimb (Christiansen 1999; Biewener 2000; Campione and Evans 2012; Walmsley et al. 2012). On the other hand, the lack of allometric effect on humeral shape reported here for Echimyidae is congruent with those that have been observed for most other small mammals, as discussed above. Corroborating the assumption that low body mass imposes few structural constraints on the shape of supporting structures, it is noticeable that, similarly to what we observed for the humerus in echimyids and other small mammals, the effect of body size on the shape of lumbar vertebrae is negligible (Álvarez et al. 2013; Netto and Tavares 2021), contrasting with the strong effect on the same structures in large-sized mammalian taxa (Chen et al. 2005; Jones 2015; Randau et al. 2016).

### Phylogenetic Effects on Scapular and Humeral Morphology

Our results demonstrated that the morphological variation in scapula and humerus of echimyids reflects the phylogenetic structure of the family. Moreover, the morphology of the humerus also reflects the functional demands associated with different locomotor habits, which was not evident in the scapula.

The significant value of  $K$ , notably high in the two major variation axes, and the absence of significant differences in the shape of the scapula associated with locomotor habits suggest that, in the spiny rats, this structure evolved approximately according to Brownian motion, without strong selective pressures associated with locomotion being necessary to explain its current variation. This evolutionary scenario is reflected in the unique morphology of some echimyid clades, independently of the locomotor habits of the species that constitute them.

As an example, the myocastorines *Callistomys pictus* Pictet, 1843 and *Myocastor coypus*, recovered as sister taxa by some studies (Fabre et al. 2017; Courcelle et al. 2019), share similar scapula shapes, despite having very distinct body sizes, external morphology, and ecology. The scapular shape of *Callistomys* (Fig. 5o), an arboreal taxon, differs greatly from the scapula of the other echimyids with similar locomotor habits. The other arboreal echimyids form the tribe Echimyini and share a cohesive scapular morphology (Fig. 5e-k). In addition, the terrestrial myocastorines (*Proechimys* spp.; Fig. 5n) have scapulae more



**Fig. 5** Echimyidae scapula specimens organized according to the taxa examined. Subfamily Euryzgomatomyinae: **a**, *Trinomys iheringi* LBCE 16,101; **b**, *Euryzgomatomys spinosus* MN 75,752; **c**, *Clyomys laticeps* LBCE 4877. Subfamily Carterodontinae: **d**, *Carterodon sulcidens* MN 54,368. Tribe Echimyini: **e**, *Mesomys hispidus* LBCE 18,058; **f**, *Lonchothrix emiliae* LBCE s/n (no identification); **g**, *Isothrix negrensis* MN 69,434; **h**, *Makalata armata* MN 69,325; **i**, *Phyllomys pattoni* MN 70,175; **j**, *Kannabateomys amblyonyx* MN 81,356; **k**, *Dactylomys boliviensis* LBCE 19,886. Tribe Myocastorini: **l**, *Thrichomys fosteri* LBCE 5372; **m**, *Myocastor coypus* MZUSP 32,353; **n**, *Proechimys quadruplicatus* MN 69,197; **o**, *Callistomys pictus* MZUSP 31,404. Scale bars = 1 cm

like those of the scansorial myocastorines (*Thrichomys* spp.; Fig. 5l) than the other terrestrial echimyids (*Trinomys* spp.; Fig. 5a). Consistently, the scapulae of the semi-fossorial euryzgomatomyines (*Euryzgomatomys* and *Clyomys*; Fig. 5b-c) are more like those of the terrestrial euryzgomatomyines (*Trinomys*; Fig. 5a) than to that of the semi-fossorial carterodontine (*Carterodon*; Fig. 5d).

Within Echimyini, the small clade of the bamboo rats (*Dactylomys* I. Geoffroy St.-Hilaire, 1838 and *Kannabateomys*; Fig. 5 j-k), previously recognized as the subfamily Dactylomyinae (Emmons et al. 2015b), can also be recognized for exhibiting unique and cohesive morphologies, with an exceptionally well-developed infraspinous fossa. This general pattern suggests strong phylogenetic conservatism in the shape of the scapulae of spiny rats. It is necessary to recognize, however, that sampling of *Callistomys*, *Carterodon* and *Myocastor*, taxa with postcranial skeleton scarcely represented in scientific collections, was limited to few specimens. A larger sample would be needed to verify the robustness of our interpretations regarding phylogenetic or ecological effects on their morphology.

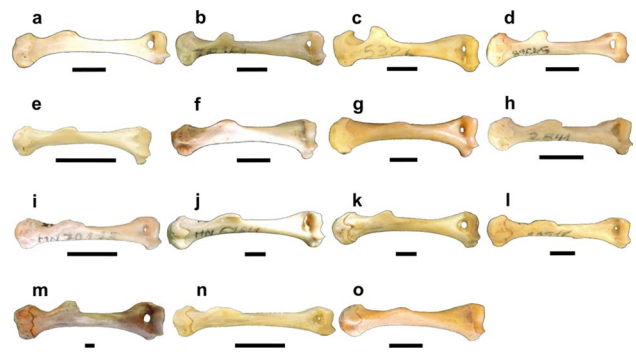
Despite the striking evidence of a strong phylogenetic structure of the scapular shape, it must be pointed out that in many cases (as in Fig. 1) locomotor habits accompany the phylogeny and, therefore, it is not easy to distinguish the influence of these factors to explain the scapular shape. That is, the acquisition of a certain habit early in a clade's history may have constrained the evolution of the scapular form, and later a particular scapular shape (clearly conservative in many mammals) may constrain ecological diversification.

Phylogenetic conservatism in the shape of the scapula, as well as in the muscles attached to it (Arnold et al. 2017), is remarkable in several mammalian groups, including marsupials, primates, rodents, carnivores, and bats (Young 2008; Morgan 2009; Martín-Serra et al. 2014; Gaudioso et al. 2020). Strong phylogenetic signal was also recognized for scapular morphology in other Neotropical small mammals, as didelphid marsupials and sigmodontine rodents (Astúa 2009; Coutinho et al. 2013; Coutinho and Oliveira 2017), being stronger in the former group (Bubadué et al. 2019). Despite conservatism of the scapula, Monteiro and Abe (1999) found a mixed contribution between function and phylogeny in xenarthrans, depending on the observed level. Young (2008) demonstrates that functional demands have a greater impact than the phylogenetic signal in primates.

Unusually, in some very specialized groups of burrowing species, such as Myrmecophagidae, Talpidae, Dasypodidae, Chlamyphoridae, and Chrysochloridae, scapular morphology seems to have been shaped by strong natural selection, showing evolutionary convergence in the elongation of the acromion, the expansion of the caudal angle and other conspicuous modifications (Smith and Savage 1955; Hildebrand and Goslow 2006). However, we did not observe shape changes in the scapulae of the semi-fossorial echimyids as significant as those found in the aforementioned families.

Similar to the scapula, shape variation in the humerus of echimyids exhibited strong phylogenetic signal, in congruence with previous studies with several mammalian groups, including marsupials, primates, rodents, carnivores and bats (O'Neill and Dobson 2008; Walmsley et al. 2012; Fabre et al. 2013b, 2019; Holliday and Friedl 2013; Morgan and Álvarez 2013; Martín-Serra et al. 2014; Janis et al. 2020; López-Aguirre et al. 2021). Even within less inclusive subclades, the phylogenetic structure could be recovered. As an example, within Echimyini, an exclusively arboreal taxon, the subclade formed by *Isothrix* Wagner, 1845 (Fig. 6g) and *Lonchothrix* Thomas, 1920 (Fig. 6f) shared humeri with especially short diaphysis and well-developed distal epiphysis, whereas the clade formed by *Kannabateomys* (Fig. 6j), *Dactylomys* (Fig. 6k), *Phyllomys* Lund, 1839 (Fig. 6l), and *Makalata* Husson, 1978 (Fig. 6h) had longer diaphysis and relatively smaller distal epiphysis. If this morphological difference is also reflected in different biomechanical abilities, it is possible to conjecture that the subclades of Echimyini have distinct locomotor behaviors, which can be further investigated with field and laboratory studies. However, certain biomechanical capacities associated to scapular and humeral shape and thus to particular clades, cannot be ruled out, and may be important to understand the ecomorphological diversification within each clade. Phylogenetic history and adaptive events occurred during that history are not mutually exclusive.

In other mammalian groups, the phylogenetic structure is important to explain even variation in internal humeral



**Fig. 6** Echimyidae humerus specimens organized according to the taxa examined. Subfamily Euryzygomatomyinae: **a**, *Trinomys iheringi* LBCE 16,101; **b**, *Euryzygomatomys spinosus* MN 75,752; **c**, *Clyomys laticeps* LBCE 5326. Subfamily Carterodontinae: **d**, *Carterodon sulcidens* MN 54,368. Tribe Echimyini: **e**, *Mesomys hispidus* LBCE 19,843; **f**, *Lonchothrix emiliae* LBCE s/n (no identification); **g**, *Isothrix negrensis* MN 56,811; **h**, *Makalata armata* MN 70,179; **i**, *Phyllomys pattoni* MN 70,175; **j**, *Kannabateomys amblyonyx* MN 61,811; **k**, *Dactylomys boliviensis* LBCE 19,878. Tribe Myocastorini: **l**, *Thrichomys apereoides* LBCE 11,516; **m**, *Myocastor coypus* MZUSP 32,353; **n**, *Proechimys quadruplicatus* LBCE 14,994; **o**, *Calistomys pictus* MZUSP 31,404. Scale bars = 1 cm

architecture, including blood vessel distribution and bone density (Houssaye and PrévotEAU 2020; Amson and Bibi 2021). These results warn us that analyses seeking to understand the morpho-functional factors guiding forelimb evolution must consider that phylogenetic history alone can explain a large amount of interspecific morphometric variation. Even forelimb structures strongly associated with functional specializations, such as the humerus, may have much of their interspecific variation explained by shared evolutionary history (Pérez et al. 2021). This consideration becomes especially important when we analyzed the placement of scansorial echimyids in the recovered morphospaces (Fig. 4). For both the humerus and scapula, scansorial echimyids occupied a region intermediate between most terrestrial and arboreal species, which could suggest that their shapes correspond to locomotor specializations, achieved and maintained via natural selection, that allow them to run and to climb. However, even though there are scansorial representatives in the subfamily Capromyinae (not analyzed), it should be noted that the scansorial echimyids in our sample belong to only one genus, *Thrichomys*. Meaning that, in our analysis, the scansorial habit conceivably resulted from a single evolutionary event, making it elusive to identify evolutionary convergences implying that natural selection shaped the form of *Thrichomys*. In addition, it should also be noted that in both recovered morphospaces, *Thrichomys* species were adjacent to *Proechimys*. Considering this, even if it is not possible to rule out an adaptive hypothesis for the shape of the humerus and scapula of *Thrichomys*, it could be argued that its shape is explained by phylogenetic history.



Similar caution should be applied to explain the shape of the semi-aquatic habit in Echimyidae, limited to *Myocastor*.

### Ecological Effects on Humerus Morphology

Unlike scansorial and semi-aquatic echimyids, there is consistent evidence that the humeral forms of terrestrial, arboreal, and semi-fossorial echimyids carry morpho-functional specializations partly shaped by natural selection. In these cases, similar locomotor habits have arisen more than once independently within Echimyidae and have been associated with evolutionary convergences or conspicuous changes in morphology, in line with previous studies that point to the humerus as possibly the postcranial structure containing the greatest amount of functional adaptive modifications (Morgan and Verzi 2006; Steiner-Souza et al. 2010; Tavares et al. 2020).

The terrestrial echimyids (*Trinomys* and *Proechimys*; Fig. 6a and n, respectively) have been characterized by elongation and tapering of the diaphysis, in addition to having small epiphyses, and a reduced deltoid tuberosity close to the proximal epiphysis. These features are the same as reported in other terrestrial or cursorial mammals, such as extinct kangaroos (Janis et al. 2020), carnivores (Taylor 1974; Heinrich and Rose 1997; Martín-Serra et al. 2014), felines (Walmsley et al. 2012), marsupials (Argot 2001; Szalay and Sargis 2001), procyonids (Tarquini et al. 2017, 2019), rodents (Candela and Picasso 2008; Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013; Coutinho and Oliveira 2017), tenrecoids (Salton and Sargis 2008), tupaiids (Sargis 2002), and various small therian mammals (Janis and Martín-Serra 2020). The elongation of the humeral diaphysis results in a long stride, enabling greater travel speed, which is selectively favored in terrestrial mammals, for example, during an escape from predators (Wilson et al. 2015). In addition, the favoring of speed over strength is associated with the relatively underdeveloped epiphyses in terrestrial echimyids. These regions are the main insertion areas for muscles responsible for stabilizing joints under high stress and for flexing the digits (Woods 1972). These functions require relatively little strength and consequently small muscle insertion area in terrestrial species (Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013). At the distal epiphysis, terrestrial echimyids tended to have the articular surface mediolaterally compressed, with the capitulum poorly developed, relatively to arboreal echimyids. This feature has also been reported as a locomotor specialization of terrestrial marsupials (Szalay and Sargis 2001), giving them more stability and amplitude of the parasagittal movements of the limbs (Candela and Picasso 2008).

Although less evident than in fossorial species, most species of *Proechimys* and *Trinomys* also shared reduced, flatter

humeral heads compared to arboreal species, as indicated by their low scores along  $pPC2_{\text{humerus}}$ . This recurrent feature in the humerus of terrestrial mammals restricts and stabilizes humeral movements along a parasagittal plane (Morgan and Álvarez 2013; Janis and Martín-Serra 2020).

The remarkable overlap of *Proechimys* and *Trinomys* in the humeral morphospace highlights that these two phylogenetically distant lineages share similar morpho-functional characters, in agreement with what has been previously reported in external, cranial, dental, femoral, pelvic, and lumbar morphology (Moojen 1948; Carvalho and Salles 2004; Perez et al. 2009; Tavares and Pessôa 2020; Netto and Tavares 2021), probably being thus reached and maintained by occupying similar ecological niches.

The humerus of arboreal echimyids, including *Callistomys* (Fig. 6o) and the Echimyini (Fig. 6e-k), was characterized by a wide diaphysis, intermediate in length between fossorial and terrestrial, well-developed epiphyses, with a larger and more rounded head than in other species, a well-developed medial epicondyle, and a medially wide distal articular surface, with an expanded capitulum approaching the apex of the lateral epicondyle, and the deltoid tuberosity poorly projected in most taxa. In general, these features are convergent with several other groups of arboreal mammals, including caviomorphs (Candela and Picasso 2008; Morgan and Álvarez 2013), sigmodontines (Coutinho and Oliveira 2017), tenrecoids (Salton and Sargis 2008), primates (Rose 1989; Szalay and Dagosto 1980), marsupials (Argot 2001; Szalay and Sargis 2001), and other arboreal therian mammals (Janis and Martín-Serra 2020). The rounded and well-developed humeral head in these animals gives them greater amplitude and stability of movement at the glenohumeral joint, necessary for climbing (Candela and Picasso 2008; Szalay and Sargis 2001; Rose and Chinnery 2004). The highly developed distal epiphysis and the expressive protrusion of the medial epicondyle allow for the insertion of robust forearm pronator and hand flexor muscles, necessary for grasping and climbing movements (Argot 2001; Szalay and Sargis, 2001; Candela and Picasso 2008; Janis and Martín-Serra 2020). The well-developed capitulum likely enhances rotational movements of the radial head during forearm flexion (Candela and Picasso 2008; Szalay and Dagosto 1980; Sargis 2002).

Remarkably, *Callistomys pictus* and *Isothrix negrensis* occupy extreme positions in the humeral morphospace (high  $pPC2_{\text{humerus}}$  scores; Fig. 4), indicating that morphological characters typical of arboreality are well developed in these species. This result is congruent with previous findings, showing that the femur and lumbar vertebrae of *Callistomys* are among the most specialized within arboreal echimyids (Tavares and Pessôa 2020; Netto and Tavares 2021). At the other extreme among arboreal species are *Phyllomys* and the bamboo rats *Dactylomys* and *Kannabateomys*, whose

humeral morphology was more like that of terrestrial species, especially by having a relatively elongated diaphysis and reduced epiphyses. Congruently, the femurs of bamboo rats and *Phyllomys lamarum* Thomas, 1916 also stood out for having elongated diaphysis and proximal epiphysis more like those of terrestrial species (Tavares and Pessôa 2020). *Dactylomys* and *Kannabateomys* display highly specialized cranial, dental, and external morphology for life into bamboo groves (Perez et al. 2009; Tavares et al. 2016; Candela et al. 2017) and their locomotion differs from other arboreal echimyids, by using the second and third digits to hold firmly onto thin bamboo branches, along which they move smoothly and cautiously (Emmons 1981; Candela et al. 2017). Although it cannot be ruled out that elongated humeri and femora, and scapulae with a wide infraspinous fossa, are phylogenetic traits in *Dactylomys* and *Kannabateomys*, it is reasonable to assume that such features are adaptations for their specialized locomotion, a proposition that should be investigated in the future.

Despite having an intermediate morphology between terrestrial and arboreal echimyids, the humerus of the scansorial *Thrichomys* had more general morphological similarities with that of terrestrial echimyids, overlapping with the latter along the axis of greatest variation ( $pPC1_{\text{humerus}}$ ). This greater similarity was concentrated in the elongated diaphysis. The similarity of *Thrichomys* with arboreal echimyids was concentrated in the broad, rounded head. These features suggest that *Thrichomys* species are capable of long and fast steps, favored by terrestrial locomotion, as well as wide movements of the glenohumeral joint, useful for climbing branches and rocks, a habit reported for this genus (Mares and Ojeda 1982; Hannibal et al. 2019).

The humerus of semi-fossorial echimyids had a well-developed deltoid tuberosity, besides having a short, although not markedly thick diaphysis, large and robust epiphyses, especially the distal epiphysis, with both epicondyles well projected. These features are congruent with those found by other authors in burrowing rodents (Candela and Picasso 2008; Steiner-Souza et al. 2010; Morgan and Álvarez 2013; Coutinho and Oliveira 2017; Tavares et al. 2020). A larger deltoid tuberosity is linked to the locomotor habit providing greater attachment of important muscles involved in arm protraction, retraction, and extension (acromiodeltoid, clavodeltoid, and spinodeltoid) and humeral flexion (pectoralis major and pectoralis minor) (Rabey et al. 2015). The shortening of the diaphysis favors strength over velocity and is congruent with the condition in several other fossorial rodents, which increases their resistance to bending and shear stresses during digging, increasing robustness and reducing humerus length (Samuels and Van Valkenburgh 2008; Hopkins and Davis 2009; Coutinho et al. 2013; Morgan and Álvarez 2013). To remove soil while tunneling with their claws, semi-fossorial rodents rely on

well-developed muscles of the shoulder and arm retractors, elbow extensors, arm pronators, and carpal and digital flexors (Hildebrand and Goslow 2006; Lagaria and Youlatos 2006; Tavares et al. 2020). Their wider epicondyles suggest a larger area available for the origins of the flexor, pronator, and supinator muscles of the forearm and fingers (Woods 1972; McEvoy 1982; Coutinho et al. 2013; Tavares et al. 2020).

Strikingly, all the aforesaid characteristic traits of semi-fossorial echimyids were more prominent in *Clyomys* and *Euryzygomatomys* than in *Carterodon*, whose humeral shape somewhat resembles that found in arboreal echimyids. This result taken alone may suggest that *Carterodon* is less specialized for digging than semi-fossorial euryzygomatomyines. On the other hand, previous studies have shown that other morphological specializations associated with subterranean life, such as elongation of the olecranon process and enlargement of the auditory bulla, may be more prominent in *Carterodon* than in *Euryzygomatomys* (see Fig. 11 in Verzi et al. 2016; Fig. 4 in Tavares et al. 2020). In addition, the pelvis and penultimate lumbar vertebra of *Carterodon* present morpho-functional characters associated with fossoriality in a more pronounced way than in *Euryzygomatomys* (see Fig. 4 in Tavares and Pessôa 2020; Fig. 5 in Netto and Tavares 2021). This suggests that the different lineages of fossorial rats, Carterodontinae and the tribe Euryzygomatomyini Emmons, 2005 (i.e., *Euryzygomatomys* and *Clyomys*), evolved fossoriality through distinct morphological specializations, despite important evolutionary convergences. It should also be considered that *Carterodon* is poorly sampled in collections and all analyses carried out so far with its postcranial skeleton are based only on a single individual. Therefore, a more detailed understanding of the evolution of fossoriality in Echimyidae will require a larger sample to understand the limits of variation in this monospecific genus.

## Conclusion

Our analyses showed that allometry is not an important active factor in the morphological evolution of the scapula and humerus of echimyids, similar to what has already been reported for other caviomorphs and other small mammals. Furthermore, the present study evidenced that phylogeny and locomotor habits are reflected in different ways on the scapular and humeral morphology. While phylogeny proved important in structuring the morphometric variation of both structures, locomotor habits seem to have been a relevant factor only in the differentiation of the humerus. The strong phylogenetic effect and the absence of the influence of locomotor habits on scapular morphology could make this structure a relevant taxonomic and phylogenetic marker in future studies. On the other hand, the presence of

morpho-functional markers on the humerus shape makes it remarkably useful for studies that seek to reconstruct life habits from postcranial morphological data, especially paleontological investigations aiming at a better perspective on the evolution of ecomorphological disparity in caviomorphs. It is also worth emphasizing the importance of preserving postcranial structures to obtain larger sample sizes, thus increasing the robustness of these results with additional comparative analyses.

**Supplementary Information** The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09617-5>.

**Acknowledgements** We would like to thank the curators and staff responsible for the collections accessed, Dr. Cibele Rodrigues Bonvicino and Dr. Daniela Dias (LABPMR/IOC/FIOCRUZ), Dr. João Alves de Oliveira (MN/UFRJ), Dr. Juliana Gualda de Barros (MZUSP), Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto (UFPB), for assistance in accessing the echimyids under their incumbency. We are also grateful to the Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), through the Instituto Oswaldo Cruz (IOC).

**Author contributions** This study is part of the Doctoral Thesis by JGC, who conceived the idea of the study, captured and classified the images, conducted the analyses, drafted the manuscript, and prepared the illustrations. WCT conducted tests and analyses and made substantial contributions to the manuscript. RVV helped conceive the study, assisted in collecting data and images, and made major contributions to the manuscript. PSD helped conceive the study and made substantial contributions to the manuscript. All authors read, contributed to, and approved the final manuscript.

**Funding** JGC was financially supported by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES).

**Data Availability** The datasets generated and analyzed during the current study are not publicly available as they are being continuously analyzed for further studies and are available from the corresponding author upon reasonable request.

## Declarations

**Conflicts of Interest/Competing Interests** The authors declare no conflict of interest.

**Open Access** This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

## References

- Adams DC (2014) A generalized K statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Syst Biol* 63:685–697. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu030>
- Adams D, Collyer M, Kaliontzopoulou A, Baken E (2021) “Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>
- Álvarez A, Arévalo RLM, Verzi DH. (2017) Diversification patterns and size evolution in caviomorph rodents. *Biol J Linn Soc* 121:907–922. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx026>
- Álvarez A, Ercoli MD, Olivares AI, De Santi NA, Verzi DH (2021) Evolutionary patterns of mandible shape diversification of caviomorph rodents. *J Mammal Evol* 28:47–58. <https://doi.org/10.1007/s10914-020-09511-y>
- Álvarez A, Ercoli MD, Prevosti FJ (2013) Locomotion in some small to medium-sized mammals: a geometric morphometric analysis of the penultimate lumbar vertebra, pelvis and hindlimbs. *Zoology* 116:356–371. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.08.007>
- Amson E, Bibi F (2021) Differing effects of size and lifestyle on bone structure in mammals. *BMC Biol* 19:87. <https://doi.org/10.1186/s12915-021-01016-1>
- Antoine PO, Marivaux L, Croft DA, Billet G, Ganerød M, Jaramillo C, Martin T, Orliac MJ, Tejada J, Altamirano AJ, Duranthon F, Fanjat G, Rousse S, Gismondi RS (2012) Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proc Roy Soc B* 279:1319–1326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1732>
- Argot C (2001) Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *J Morphol* 247:51–79. [https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200101\)247:1<51::AID-JMOR1003>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200101)247:1<51::AID-JMOR1003>3.0.CO;2-%23)
- Arnal M, Kramarz AG, Vucetich MG, Frailey CD, Campbell KE Jr (2020) New Palaeogene caviomorphs (Rodentia, Hystricognathi) from Santa Rosa, Peru: systematics, biochronology, biogeography and early evolutionary trends. *Pap Palaeontol* 6(2):193–216. <https://doi.org/10.1002/spp2.1264>
- Arnold P, Esteve-Altava B, Fischer MS (2017) Musculoskeletal networks reveal topological disparity in mammalian neck evolution. *BMC Evol Biol* 17, 251. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1101-1>
- Astúa D (2009) Evolution of scapula size and shape in didelphid marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae). *Evolution* 63(9):2438–56. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00720.x>
- Bennett AF, Huey RB (1990) Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surv Evol Biol* 7:251–84
- Biewener AA (2000) Scaling of terrestrial support: differing solutions to mechanical constraints of size. In: Brown JH, West GB (eds) *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Oxford, pp 51–66
- Biknevicius AR (1999) Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *J Zool* 248:179–187. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01194.x>
- Biknevicius AR, McFarlane DA, Macphee RDE (1993) Body size in *Amblyrhiza inundata* (Rodentia: Caviomorpha), an extinct mega-faunal rodent from the Anguilla Bank, West Indies: estimates and implications. *Am Mus Novit* 3079:1–25

- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Boivin M, Ginot S, Marivaux L, Altamirano-Sierra AJ, Pujos F, Salas-Gismondi R, Tejada-Lara JV, Antoine PO (2018) Tarsal morphology and locomotor adaptation of some late middle Eocene caviomorph rodents from Peruvian Amazonia reveal early ecological diversity. *J Vertebr Paleontol* 38:e1555164. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1555164>
- Bonvicino CR, de Oliveira JA, D'andrea PS (2008) Guia dos Roedores do Brasil, com Chaves para Gêneros Baseadas em Caracteres Externos. Centro Pan-Americano de Febre Aftosa, Rio de Janeiro
- Bubadué JM, Hendges CD, Cherem JJ, Cerezer FO, Falconí TP, Graipel ME, Cáceres NC (2019) Marsupial versus placental: assessing the evolutionary changes in the scapula of didelphids and sigmodontines. *Biol J Soc* 128(4):994–1007. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz134>
- Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL, Upham NS (2018) How many species of mammals are there? *J Mammal* 99(1):1–14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- Campione NE, Evans DC (2012) A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biol* 10:60. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-60>
- Candela AM, Muñoz NA, García-Esponda CM (2017) The tarsal-metatarsal complex of caviomorph rodents: Anatomy and functional-adaptive analysis. *J Morphol* 278(6):828–847. <https://doi.org/10.1002/jmor.20678>
- Candela AM, Picasso MBJ (2008) Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *J Morphol* 269:552–593. <https://doi.org/10.1002/jmor.10606>
- Carvalho JG, Cordeiro-Estrela P, Hohl LSL, Vilela RV, D'Andrea PS, Rocha-Barbosa O (2019) Variation in the skull morphometry of four taxonomic units of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae), from different Neotropical biomes. *J Morphol* 280:436–445. <https://doi.org/10.1002/jmor.20955>
- Carvalho GAS, Salles LO (2004) Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zool J Linn Soc* 142:445–477. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00150.x>
- Casinos A, Quintana C, Viladiu C (1993) Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae). *Zool J Linn Soc* 107:107–115. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1993.tb00216.x>
- Chen X, Milne N, O'Higgins P (2005) Morphological variation of the thoracolumbar vertebrae in Macropodidae and its functional relevance. *J Morphol* 266:167–181. <https://doi.org/10.1002/jmor.10370>
- Christiansen P (1999) Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared. *J Zool Lond* 247:333–348. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb00996.x>
- Courcelle M, Tilak MK, Leite YLR, Douzery EJP, Fabre PH (2019) Digging for the spiny rat and hutia phylogeny using a gene capture approach, with the description of a new mammal subfamily. *Mol Phylogenetics Evol* 136:241–253. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.007>
- Coutinho LC, de Oliveira JA, Pessôa LM (2013) Morphological variation in the appendicular skeleton of Atlantic Forest sigmodontine rodents. *J Morphol* 274: 779–792. <https://doi.org/10.1002/jmor.20134>
- Coutinho LC, de Oliveira JA (2017) Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *J Anat* 231:543–567. <https://doi.org/10.1111/joa.12665>
- Debat V, Alibert P, David P, Paradis E, Auffray JC (2000) Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proc Roy Soc B* 1442:423–30. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1017>
- de Oliveira AM, Santos CMD (2018) Functional morphology and paleoecology of Pilosa (Xenarthra, Mammalia) based on a two-dimensional geometric Morphometrics study of the Humerus. *J Morphol* 279(10):1455–1467. <https://doi.org/10.1002/jmor.20882>
- Dickinson MH, Farley CT, Full RJ, Koehl MAR, Kram R, Lehman S (2000) How animals move: an integrative view. *Science* 288:100–6
- Duret, L (2008) Neutral theory: the null hypothesis of molecular evolution. *Nat Educ* 1(1):218
- Edut S, Eilam D (2003) Rodents in open space adjust their behavioral response to the different risk levels during barn-owl attack. *BMC Ecol* (3):10. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-3-10>
- Elissamburu A, Vizcaíno SF (2004) Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *J Zool* 262:145–159. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004485>
- Emmons LH, Fabre PH (2018) A review of the *Pattonomys/Toromys* clade (Rodentia: Echimyidae), with descriptions of a new *Toromys* species and a new genus. *Am Mus Novit* 3894(3894):1–52. <https://doi.org/10.1206/3894.1>
- Emmons LH, Leite YLR, Patton JL (2015a) Family Echimyidae Gray, 1825. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (eds) *Mammals of South America, Volume 2 (rodents)*. The University of Chicago Press, Chicago pp 878–880
- Emmons LH, Patton JL, Leite YLR (2015b) Subfamily Dactylomyiinae Tate, 1935. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G (eds) *Mammals of South America, Volume 2 (Rodents)*. The University of Chicago Press, Chicago pp 880–888
- Emmons LH (1981) Morphological, ecological, and behavioral adaptations for arboreal browsing in *Dactylomys dactylinus* (Rodentia, Echimyidae). *J Mammal* 62(1):183–189. <https://doi.org/10.2307/1380493>
- Fabre A-C, Cornette R, Peigné S, Goswami A (2013b) Influence of body mass on the shape of forelimb in musteloid carnivorans. *Biol J Linn Soc* 110(1):91–103. <https://doi.org/10.1111/bij.12103>
- Fabre A-C, Peckre L, Pouydebat E, Wall CE (2019) Does the shape of forelimb long bones co-vary with grasping behaviour in strepsirrhine primates? *Biol J Linn Soc* 127(3):649–660. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly188>
- Fabre P-H, Galewski T, Tilak M-k, Douzery EJP (2013a) Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. *Zool Scripta* 42:117–134. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00572.x>
- Fabre P-H, Upham NS, Emmons LH, Justy F, Leite YLR, Loss AC, Orlando L, Tilak M-K, Patterson BD, Douzery EJP (2017) Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Mol Biol Evol* 34:613–633. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw261>
- Fernández ME, Vassallo AI, Zárate M (2000) Functional morphology and palaeobiology of the Pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Bio J Linn Soc* 71:71–90. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01243.x>
- Freckleton RP, Harvey PH, Pagel M (2002) Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *Am Nat* 160:712–726. <https://doi.org/10.1086/343873>
- Galewski T, Mauffrey JFF, Leite YLR, Patton JL, Douzery EJP (2005) Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. *Mol Phylogenetics Evol* 34:601–615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.11.015>
- Garland TJr, Dickerman AW, Janis CM, Jones A (1993) Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst Biol* 42:265–292. <https://doi.org/10.1093/sysbio/42.3.265>
- Garland T Jr, Losos JB (1994) Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: Wainwright PC, Reilly S (eds)



- Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology, The University of Chicago Press, Chicago, pp 240–302
- Gaudioso PJ, Martínez, JJ, Barquez, RM, Díaz MM (2020) Evolution of scapula shape in several families of bats (Chiroptera, Mammalia). *J Zool Syst Evol Res* 58:1374–1394. <https://doi.org/10.1111/jzs.12383>
- Hannibal W, Arguelho WC, Moreira JC, Aoki C (2019) Use of understory for frugivory by *Thrichomys fosteri* (Rodentia, Echimyidae). *Oecol Aust* 23(4):1100–1103. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2304.30>
- Hedrick BP, Dickson BV, Dumont ER, Pierce SE (2020) The evolutionary diversity of locomotor innovation in rodents is not linked to proximal limb morphology. *Sci Rep* 10(1):717. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57144-w>
- Heinrich RE, Rose KD (1997) Postcranial morphology and locomotor behaviour of two early Eocene miacoid carnivorans, *Vulpavus* and *Didymictis*. *Palaeontology* 40(2):279–305
- Hildebrand M, Goslow G (2006) *Análise da Estrutura dos Vertebrados*. Atheneu Editora, São Paulo
- Holliday TW, Friedl L (2013) Hominoid humeral morphology: 3D morphometric analysis. *Am J Phys Anthropol* 152(4):506–15. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22385>
- Hopkins SSB, Davis EB (2009) Quantitative morphological proxies for fossoriality in small mammals. *J Mammal* 90:1449–1460. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-262R1.1>
- Houssaye A, PrévotEAU J (2020) What about limb long bone nutrient canal(s)? A 3D investigation in mammals. *J Anat* 236(3):510–521. <https://doi.org/10.1111/joa.13121>
- Ijspeert A (2002) Locomotion, Vertebrate. In *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*. 649–654
- Irschick DJ, Garland TJr (2001) Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of locomotor capacity as a model system. *Annu Rev Ecol Syst* 32:367–96. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114048>
- Janis CM, Martín-Serra A (2020) Postcranial elements of small mammals as indicators of locomotion and habitat. *PeerJ* 2;8:e9634. <https://doi.org/10.7717/peerj.9634>
- Janis CM, Napoli JG, Bingham C, Martín-Serra A (2020) Proximal humerus morphology indicates divergent patterns of locomotion in extinct giant kangaroos. *J Mammal Evol* 27:627–647. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09494-5>
- Jones KE (2015) Evolutionary allometry of lumbar shape in Felidae and Bovidae. *Biol J Linn Soc* 116:721–740. <https://doi.org/10.1111/bij.12630>
- Karantanis N-E (2017) *Adaptive Patterns and Processes in Mammalian Arboreality*. Ph.D. Dissertation. Department of Zoology, School of Biology Aristotle University of Thessaloniki. 212
- Kern AD, Hahn MW (2018) The neutral theory in light of natural selection. *Mol Biol Evol* 35(6):1366–1371. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy092>
- Klingenberg CP (2011) Morpho J: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11:353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Klingenberg CP, Gidaszewski NA (2010) Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst Biol* 59:245–261. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp106>
- Lacher TE, Alho CJR (1989) Microhabitat use among small mammals in the Brazilian Pantanal. *J Mammal* 70(2):396–401
- Lacher, TE, Murphy WJ, Rogan J, Smith AT, Upham NS (2016) Evolution, phylogeny, ecology, and conservation of the Clade Glires: lagomorpha and rodentia. In Wilson DE, Lacher JTE, Mittermeier RA (eds.), *Handbook of Mammals of the World, Volume 6: Lagomorphs and Rodents*. Barcelona: Lynx Edicions. pp. 15–26
- Lagaría A, Youlatos D (2006) Anatomical correlates to scratch digging in the forelimb of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*). *J Mammal* 87(3):563–570. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-251R1.1>
- Lara M, Patton JL, Hingst-Zaher E (2002) *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol* 67:233–242. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00034>
- Leite YLR (2003) Evolution and systematics of the Atlantic tree rats, genus *Phyllomys* (Rodentia, Echimyidae), with description of two new species. *Univ Calif Publ* 132:1–118. <https://doi.org/10.1525/california/9780520098497.001.0001>
- López-Aguirre C, Hand SJ, Koyabu D, Vuong TT, Wilson LAB (2021) Phylogeny and foraging behaviour shape modular morphological variation in bat humeri. *J Anat* 238(6):1312–1329. <https://doi.org/10.1111/joa.13380>
- Lovegrove BG, Mowoe MO (2014) The evolution of micro-cursoriality in mammals. *J Exp Biol* 217(15):1316–1325. <https://doi.org/10.1242/jeb.095737>
- Mares MA, Ojeda A (1982) Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. In: Mares MA, Genoways HH (eds) *Mammalian Biology in South America*, Pymatuning Laboratory of Ecology, Pennsylvania, pp 185–192
- Marroig G, Cheverud JM (2005) Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. *Evolution* 59:1128–1142. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01049.x>
- Martín-Serra A, Figueirido B, Palmqvist P (2014) A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. *PLoS One* 9(1):e85574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085574>
- McEvoy JS (1982) Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bull Am Mus Nat Hist* 173:337–421
- Meloro C, Cáceres NC, Carotenuto F, Sponchiado J, Melo GL, Passaro F, Raia P (2015) Chewing on the trees: constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible. *Evolution* 69:1690–1700. <https://doi.org/10.1111/evo.12694>
- Meloro C, Raia P (2010) Cats and dogs down the tree: the tempo and mode of evolution in the lower carnassial of fossil and living Carnivora. *Evol Biol* 37:177–186. <https://doi.org/10.1007/s11692-010-9094-3>
- Millien V, Bovy H (2010) When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *J Mammal* 91:11–18. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-347R1.1>
- Milne N, Vizcaino SF, Fernicola JC (2009) A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *J Zool* 278(1):48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00548.x>
- Monteiro LR, Abe AS (1999) Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: Evolution of a complex morphological structure. *J Morphol* 241(3):251–263. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199909\)241:3<251::AID-JMOR7>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199909)241:3<251::AID-JMOR7>3.0.CO;2-7)
- Moojen J (1948) Speciation in Brazilian spiny-rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). *Univ Kansas Publ Mus Nat Hist* 1:301–406
- Morgan CC (2009) Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mamm Biol* 74:497–506. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.09.006>
- Morgan CC, Álvarez A (2013) The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *J Zool* 290:107–116. <https://doi.org/10.1111/jzo.12017>

- Morgan CC, Verzi DH (2011) Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. *J Anat* 219(2):167–75. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2011.01391.x>
- Morgan CC, Verzi DH (2006) Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *J Mammal* 87:1252–1260. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-033R1.1>
- Netto TFS, Tavares WC (2021) Historical, allometric and ecological effects on the shape of the lumbar vertebrae of spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc* 132:789–810. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa231>
- Neves AC, Pessôa LM (2011) Morphological distinction of species of *Thrichomys* (Rodentia: Echimyidae) through ontogeny of cranial and dental characters. *Zootaxa*, 24:15–24. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2804.1.2>
- Neves RMB (2003) Heterogeneidade morfológica escapular e umeral em mamíferos terrestres (Rodentia: Sigmodontinae): relações com as estratégias de uso dos habitats. Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado 167p
- Olivares AI, Verzi DH, Vucetich MG, Montalvo CI (2012) Phylogenetic affinities of the Late Miocene echimid †*Pampamys* and the age of *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorphi). *J Mammal* 93(1):76–86. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-176.1>
- Olivares AI, Álvarez A, Verzi DH, Perez SI, De Santi NA (2020) Unravelling the distinctive craniomandibular morphology of the Plio-Pleistocene *Eumysops* in the evolutionary setting of South American octodontoid rodents (Hystricomorpha). *Palaeontology* 63:443–458. <https://doi.org/10.5061/dryad.s9b6070>
- O'Neill MC, Dobson SD (2008) The degree and pattern of phylogenetic signal in primate long-bone structure. *J Hum Evol* 54(3):309–322. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.08.008>
- Orr HA (2009) Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat Rev Genet* 10(8):531–539. <https://doi.org/10.1038/nrg2603>
- Patterson BD, Velazco PM (2008) Phylogeny of the rodent genus *Isothrix* (Hystricomorphi, Echimyidae) and its diversification in Amazonia and the eastern Andes. *J Mammal Evol* 15(3):181–201. <https://doi.org/10.1007/s10914-007-9070-6>
- Patton JL, Leite RN (2015) Genus *Proechimys*. In: Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elia G (eds) *Mammals of South America, Volume 2: Rodents*, University of Chicago Press, Chicago, pp 950–988
- Pérez MJ, Cassini GH, Díaz MM (2021) The forelimbs of Octodontidae (Rodentia: Mammalia): substrate use, morphology, and phylogenetic signal. *Zoology (Jena)*. 144:125879. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2020.125879>
- Perez SI, Diniz-Filho JAF, Rohlf JA, dos Reis SF (2009) Ecological and evolutionary factors in the morphological diversification of South American spiny rats. *Biol J Linn Soc* 98(3):646–660. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01307.x>
- Pessôa LM, dos Reis SF (1991) The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). *Z Säugetierkd* 56:219–224
- Pessôa LM, de Oliveira JA, dos Reis SF (1992) A new species of spiny rat genus *Proechimys*, subgenus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, Jena, 57:39–46
- Polly PD (2007) *Limbs in mammalian evolution*. In: Hall BK (ed) *Fins Into Limbs: Evolution, Development, and Transformation*. University of Chicago Press, Chicago, pp 245–268
- Pough FH, Janis CM, Heiser JB (2008) *A Vida dos Vertebrados*. Atheneu, São Paulo, 4ª Edição
- Rabey KN, Green DJ, Taylor AB, Begun DR, Richmond BG, McFarlin SC (2015) Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *J Hum Evol* 78:91–102. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.10.010>
- R Core Team (2021) *R: A Language and Environmental for Statistical Computing*. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. Available in: <https://www.r-project.org>
- Raia P, Carotenuto F, Meloro C, Piras P, Pushkina D (2010) The shape of contention: adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 64:1489–1503. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00921.x>
- Randau M, Goswami A, Hutchinson JR, Cuff AR, Pierce SE (2016) Cryptic complexity in felid vertebral evolution: shape differentiation and allometry of the axial skeleton. *Zool J Linn Soc* 178:183–202. <https://doi.org/10.1111/zoj.12403>
- Renaud S, Auffray JC, Michaux J (2006) Conserved phenotypic variation patterns, evolution along lines of least resistance, and departure due to selection in fossil rodents. *Evolution* 60:1701–1717. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00698160>
- Revell LJ (2010) Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods Ecol Evol* 1:319–329. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00044.x>
- Revell LJ (2012) Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecol Evol* 3:217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Revell LJ (2009) Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution* 63:3258–3268. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00804.x>
- Rohlf FJ (2017) *TpsDig2*, version 2.31. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook
- Rohlf FJ (2019) *TpsUtil*, version 1.78, Software. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook
- Rose KD, Chinnery BJ (2004) The postcranial skeleton of early Eocene rodents. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 36:211–244. [http://dx.doi.org/https://doi.org/10.2992/0145-9058\(2004\)36\[211:TPSOEE\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/https://doi.org/10.2992/0145-9058(2004)36[211:TPSOEE]2.0.CO;2)
- Rose MD (1989) New postcranial specimens of catarrhines from the Middle Miocene Chinji Formation, Pakistan: descriptions and a discussion of proximal humeral functional morphology in anthropoids. *J Hum Evol* 18:131–161
- Salton JA, Sargis EJ (2008) Evolutionary Morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) Forelimb Skeleton. In: Sargis EJ, Dagosto M (eds) *Mammalian Evolutionary Morphology*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, Dordrecht. *Mammal Evol Morphol* 51–71. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00908.x>
- Samuels JX, Van Valkenburgh B (2008) Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *J Morphol* 269(11):1387–411. <https://doi.org/10.1002/jmor.10662>
- Sansalone G, Colangelo P, Kotsakis T, Loy A, Castiglia R, Bannikova AA, Zemlemerova ED, Piras P (2018) Influence of Evolutionary Allometry on Rates of Morphological Evolution and Disparity in strictly Subterranean Moles (Talpinae, Talpidae, Lipotyphla, Mammalia). *J Mammal Evol* 25:1–14. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9370-9>
- Sargis EJ (2002) Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Zool* 149:149–185. <https://doi.org/10.1002/jmor.10025>
- Scales JA, Butler MA (2016) Adaptive evolution in locomotor performance: How selective pressures and functional relationships produce diversity. *Evolution* 70(1):48–61. <https://doi.org/10.1111/evo.12825>
- Schmidt-Kittler N (2002) Feeding specializations in rodents. *Senckenberg Leth* 82:141–152
- Schmidt-Kittler N (2006) Microdontology and macrodontology in herbivorous mammals. *Palaeontogr Abt A* 278:163–179. <https://doi.org/10.1127/pala/278/2006/163>
- Seckel L, Janis C (2008) Convergences in scapula morphology among small cursorial mammals: an osteological correlate for

- locomotory specialization. *J Mamm Evol* 15:261–279. <https://doi.org/10.1007/s10914-008-9085-7>
- Shaw AK (2020) Causes and consequences of individual variation in animal movement. *Mov Ecol* 8:12. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-0197-x>
- Smith JM, Savage RJG (1955) Some locomotory adaptations in mammals. *Zool J Linn Soc* 42:603–622. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1956.tb02220.x>
- Steiner-Souza F, de Freitas TRO, Cordeiro-Estrela P (2010) Inferring adaptation within shape diversity of the humerus of subterranean rodent *Ctenomys*. *Biol J Linn Soc* 100:353–367. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01400.x>
- Stöver BC, Müller KF (2010) TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11(1):7. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-7>
- Szalay FS, Dagosto M (1980) Locomotor adaptations as reflected on the humerus of Paleogene primates. *Folia Primatol* 34:1–45. <https://doi.org/10.1159/000155946>
- Szalay FS, Sargis E (2001) Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23:139–302. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/23/2/analyse-modelisee-du-squelette-postcranien-des-marsupiaux-du-paleocene-d-itaborai-bresil-et-la-phylogenie-et-biogeographie-des-metatheria>
- Tague RG (2020) Commonality in pelvic anatomy among three fossorial, scratch-digging, mammalian species. *J Mammal Evol* 27:315–327. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09463-y>
- Tarquini J, Toledo N, Morgan CC, Soibelzon, LH (2017) The forelimb of †*Cyonasua* sp. (Procyonidae, Carnivora): ecomorphological interpretation in the context of carnivorans. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb* 106(04):325–335. <https://doi.org/10.1017/S1755691016000207>
- Tarquini J, Morgan CC, Toledo N, Soibelzon LH. (2019) Comparative osteology and functional morphology of the forelimb of *Cyonasua* (Mammalia, Procyonidae), the first South American carnivoran. *J Morphol* 280(3):446–470. <https://doi.org/10.1002/jmor.20956>
- Tavares WC, Abi-Rezik P, Seuánez HN (2018) Historical and ecological influence in the evolutionary diversification of external morphology of Neotropical spiny rats (Echimyidae, Rodentia). *J Zool Syst Evol Res* 56:453–465. <https://doi.org/10.1111/jzs.12215>
- Tavares WC, Pessôa LM (2010) Variação Morfológica em Populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de Restingas e Matas de Baixada no Estado do Rio de Janeiro. In: Pessôa LM, Tavares WC, Siciliano S, (eds) Mamíferos de Restingas e Manguezais do Brasil, Sociedade Brasileira de Mastozoologia, Rio de Janeiro, pp 128–154
- Tavares WC, Pessôa LM (2020) Effects of size, phylogeny and locomotor habits on the pelvic and femoral morphology of South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae). *Biol J Linn Soc* 131:835–869. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa150>
- Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN (2016) Phylogenetic and size constraints on cranial ontogenetic allometry of spiny rats (Echimyidae, Rodentia). *J Evol Biol* 29:1752–1765. <https://doi.org/10.1111/jeb.12905>
- Tavares WC, Pessôa LM, Seuánez HN (2015) Plio-Pleistocene history of the endangered spiny rat *Trinomys eliasi* (Echimyidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *J Mammal* 96:94–106. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyu010>
- Tavares WC, Vozniak JH, Pessôa LM (2020) Evolution of appendicular specializations for fossoriality in euryzygomatomyine spiny rats across different Brazilian biomes (Echimyidae, Hystricognathi, Rodentia). *J Mammal Evol* 27:299–314. <https://doi.org/10.1007/s10914-019-09459-8>
- Taylor ME (1974) The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *J Morphol* 143(3):307–35. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051430305>
- Verzi DH, Olivares AI, Morgan CC, Álvarez A (2016) Contrasting phylogenetic and diversity patterns in octodontoid rodents and a new definition of the family Abrocomidae. *J Mammal Evol* 23:93–115. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9301-1>
- Walmsley A, Elton S, Louys J, Bishop LC, Meloro C (2012) Humeral epiphyseal shape in the Felidae: The influence of phylogeny, allometry, and locomotion. *J Morphol* 273(12):1424–1438. <https://doi.org/10.1002/jmor.20084>
- Weisbecker V, Schmid S (2007) Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mamm Biol* 72(1):27–44. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.03.005>
- Wölfer J, Arnold P, Nyakatura JA (2019) Effects of scaling and locomotor ecology suggest a complex evolution of scapular morphology in sciuriform rodents. *Biol J Linn Soc* 127(2):175–196. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz042>
- Woods CA (1972) Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bull Am Mus Nat Hist* 147(3):117–198
- Young NM (2008) A comparison of the ontogeny of shape variation in the anthropoid scapula: Functional and phylogenetic signal. *Am J Phys Anthropol* 136(3):247–264. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20799>
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) Geometric Morphometrics for Biologists: a primer. Elsevier Academic Press: London